


MBL/WHOI
0 0301 0019317 4

DICTIONNAIRE

DE

PHYSIOLOGIE

PAR

CHARLES RICHET

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE PHYSIOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

AVEC LA COLLABORATION

DE

E. ABELOUS (Toulouse) — ANDRÉ (Paris) — ATHANASIU (Bukarest) — BARDIER (Toulouse)
BATTELLI (Genève) — G. BONNIER (Paris) — F. BOTTAZZI (Florence) — E. BOURQUELOT (Paris)
A. BRANCA (Paris) — ANDRÉ BROCA (Paris) — H. CARDOT (Paris) — J. CARVALLO (Paris)
A. CHASSEVANT (Paris) — R. DUBOIS (Lyon) — G. FANO (Florence) — L. FREDERICQ (Liége)
J. GAUTRELET (Paris) — E. GLEY (Paris) — GOMEZ OCAÑA (Madrid) — L. GUINARD (Lyon) — GUILLAIN (Paris)
H. J. HAMBURGER (Groningen) — M. HANRIOT (Paris) — HÉDON (Montpellier) — P. HÉGER (Bruxelles)
F. HEIM (Paris) — P. HENRIJEAN (Liége) — J. HÉRICOURT (Paris) — HÉRISSEY (Paris) — F. HEYMANS (Gand)
J. IOTEYKO (Bruxelles) — P. JANET (Paris) — E. LAMBLING (Lille) — P. LANGLOIS (Paris)
L. LAPICQUE (Paris) — — R. LÉPINE (Lyon) — CH. LIVON (Marseille) — MANOUVRIER (Paris) — MARCHAL (Paris)
M. MENDELSSOHN (Paris) — E. MEYER (Nancy) — J.-P. MORAT (Lyon) — NEVEU-LEMAIRE (Lyon)
M. NICLOUX (Paris) — P. NOLF (Liége) — J.-P. NUEL (Liége) — AUG. PERRET (Paris) — A. PINARD (Paris)
F. PLATEAU (Gand) — M. POMPILIAN (Paris) — G. POUCHET (Paris) — E. RETTERER (Paris)
J. ROUX (Paris) — P. SÉBILEAU (Paris) — W. STIRLING (Manchester) — TIFFENEAU (Paris)
TIGERSTEDT (Helsingfors) — TRIBOULET (Paris) — E. TROUESSART (Paris) — H. DE VARIGNY (Paris)
G. WEISS (Paris) — E. WERTHEIMER (Lille)

PREMIER FASCICULE DU TOME X

AVEC GRAVURES DANS LE TEXTE

PARIS

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

28

DICTIONNAIRE

DE

PHYSIOLOGIE

LANTHOPINE ($C^{23}H^{25}NO^{4}$). — Un des alcaloïdes de l'opium. Décrit par Hesse (1870).

LANUGINIQUE (Acide). (V. **Laine**.)

LAPACHOL (ou Acide Lapacholique). — Corps cristallisable qu'on extrait du bois de lapacho. Le sel d'argent a pour formule $C^{15}H^{13}O^{3}Ag$. En faisant bouillir la sciure de bois de lapacho, on a une substance cristallisable qui est entraînée avec la vapeur d'eau (lapachonone) et qui se colore à la lumière pour se décolorer à l'obscurité.

LAPICQUE (Louis). — Professeur de physiologie générale au Muséum d'Histoire naturelle, Paris.

1886. — Collaboration à l'ouvrage : *Les champignons supérieurs*, par L. Forquignon, professeur à la Faculté des Sciences de Dijon, 1 vol., Doin, Paris.

1887. — *Recherches sur l'action physiologique de l'Inée ou Strophantus hispidus* (avec E. Gley, *B. B.*, 2 juillet); — *Sur le mode d'action de l'Inée* (avec E. Gley, *B. B.*, 5 novembre).

1888. — *Note sur un nouvel uréomètre* (*B. B.*, 18 février).

1889. — *Procédé rapide de dosage du fer dans le sang* (*B. B.*, 2 mars); — *Procédé rapide du dosage du fer dans le sang* (*Société Chimique*, 12 juillet); — *Toxicité du cyanure d'éthyle* (B. B., 30 mars); — *Recherches sur la répartition du fer chez les nouveau-nés* (*B. B.*, 22 juin); — *Recherches sur la quantité de fer contenue dans le foie et dans la rate des jeunes animaux* (*B. B.*, 20 juillet); — *Comment l'iodure de potassium agit sur le cœur* (avec Germain Sée, *Ac. de Médecine*, 8 octobre); — *Action de la caféine sur le système nervo-musculaire* (avec E. Parisot, *B. B.*, 7 décembre).

1890. — *Sur l'action physiologique de l'acide sélénieux* (avec E. Chabrié, *C. R.*, 20 janvier); — *Action de la caféine sur les fonctions motrices et respiratoires à l'état normal et à l'état d'inanition* (avec Germain Sée et Parisot, *Académie de Médecine*, 11 mars); — *Sur l'action de la caféine comparée à celle de Kola* (*B. B.*, 10 mai); — *Rôle de la ration azotée dans l'alimentation* (*Médecine moderne*, 1er mai); — *Sur le dosage colorimétrique du fer* (*B. B.*, 29 novembre).

1891. — *Note sur la diminution de l'oxygène du sang artériel dans la maladie pyocyanique* (avec Charrin et Gley, *B. B.*, 25 juillet); — *Note sur l'appareil servant au dosage de l'oxygène par le procédé de* Schützenberger et Risler, *B. B.*, 25 juillet); — *Note sur l'action des alcalins* (*B. B.*, 31 octobre).

1892. — *Sur le dosage colorimétrique du fer* (*Société chimique*, 22 janvier); — *Sur*

l'action physiologique des combinaisons de l'iode (*B. B.*, 6 février); — *Action de l'iodure de strontium sur la circulation* (avec A. Malbec, *B. B.*, 4 juin); — *Activité comparée des iodures alcalins et alcalino-terreux. Action des iodures sur le cœur* (*B. B.*, 11 juin); — *L'alcalinité du sang* (*Tribune Médicale*, 16 et 23 juin); — *Quelques faits relatifs à la répartition du fer chez les jeunes animaux* (*B. B.*, 16 16 juillet).

1893. — *Accidents tétaniques d'origine infectieuse chez la grenouille* (avec E. Gley, 28 janvier); — *Étude quantitative sur le régime alimentaire des Abyssins* (*B. B.*, 4 mars).

1894. — *Note sur le régime alimentaire des Malais* (*B. B.*, 3 février). — *Photographies relatives aux habitants des îles Mergui* (*les Selons*). *Observations anthropologiques et ethnographiques sur cette population* (*Société d'Anthropologie*, 15 février); — *Deux expériences sur la ration azotée minima chez l'homme* (avec Ch. Marette, B. B., 17 mars); — *Les populations sauvages de la Péninsule Malaise. Congrès des Soc. savantes*, Paris, 29 mars); — *Recherches sur la ration d'albuminoïdes nécessaires à l'homme* (*Archives de Physiologie*, 1er juillet); — *Recherches sur les variations physiologiques de la toxicité urinaire* (avec Ch. Marette, *B. B.*, 21 juillet); — *Observations sur le procédé de* Kjeldahl-Henninger *pour le dosage de l'azote* (*Soc. chimique*, 9 novembre).

1895. — *Quantité de fer contenue dans le foie et la rate d'un fœtus à terme* (*B. B.*, 19 janvier); — *Quantité de fer continue dans l'urine* (*Soc. chimique*, 9 février); — *Sur l'élimination du fer par l'urine* (*Archives de Physiologie*, 1er avril); — *Sur l'élimination par le rein du fer injecté dans le sang* (*B. B.*, 30 mars); — *Article* **Aliments** *du Dictionnaire de Physiologie* (avec Ch. Richet, 87 p. in-4); — *Recherches chimiques sur un cas de diabète pigmentaire* (avec E. Auscher, *B. B.*, 25 mai); — *Hyperglobulie expérimentale* (avec E. Auscher, *B. B.*, 25 mai); — *Recherches chimiques sur un cas de diabète pigmentaire* (*suite*). *Hydrate de fer colloïdal* (avec E. Auscher, *B. B.*, 29 juin); — *Article* **Anthropologie** (*au point de vue physiologique*), *dans le Dictionnaire de Physiologie*); — *Sur le dosage du fer dans les recherches physiologiques. Thèse pour le Doctorat en Médecine, Faculté de Paris*); — *Foie et toxine diphtéritique* (*B. B.*, 7 mars); — *Accumulation d'hydrate ferrique dans l'organisme animal* (avec E. Auscher, *Archives de Physiologie*, août); — *Documents ethnographiques sur l'alimentation minérale* (*L'Anthropologie*, mars); — *Sur l'explication physiologique de l'usage du sel comme condiment* (*B. B.*, 30 mai); — *Dosage du fer dans les tissus que l'on ne peut débarrasser mécaniquement de leur sang* (avec A. Guillemonat, 20 juin); — *Variations pathologiques de la teneur en fer du foie et de la rate chez l'homme* (avec A. Guillemonat, *B. B.*, 20 juin); — *Fréquence relative de la rubigine en pathologie humaine* (avec A. Guillemonat, *B. B.*, 20 juin); — *Variations quantitatives du fer organique sous l'influence des toxines microbiennes* (avec Charrat et Guillemonat, *B*, *B.*, 27 juin); — *Le fer dans le foie et dans la rate : comparaison de l'homme avec diverses espèces animales* (avec Guilllemonat, *B. B.*, 11 juillet); — *La race Négrito et sa distribution géographique* (*Annales de Géographie*, 15 juillet); — *Teneur en fer du foie et de la rate chez l'homme* (avec Guillemonat, *Archives de Physiologie*, octobre).

1897. — *Production expérimentale de la rubigine* (avec E. Auscher). *Société médicale des Hôpitaux*, 12 février); — *Observations sur les dosages du fer de MM. XX... dans un cas de cirrhose pigmentaire* (*B. B.*, 27 février et 6 mars); — *Quantité de fer contenue dans les fèces de l'homme* (avec Guillemonat, *B. B.*, 3 avril); — *Sur l'histoire de la sidérose viscérale et des pigments ferrugineux* (*B. B.*, 1er mai, 15 mai); — *Expérience montrant que le foie détruit l'hémoglobine dissoute et qu'il en garde le fer* (*B. B.*, 8 mai); — *Observations et expériences sur les mutations du fer chez les Vertébrés* (*Thèse de Doctorat ès Sciences*, Paris, Carré et Naud); — *Détermination quantitative de la ration alimentaire de l'homme* (*Revue mensuelle de l'École d'anthropologie de Paris*, décembre).

1898. — *Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps* (*B. B.*, 15 janvier); — *Localisation de la rubigine produite par injection du sang dans le péritoine* (avec E. Auscher, *B. B.*, 15 janvier); — *Variation de la moelle épinière en fonction de la taille chez le chien* (avec Ch. Dhéré, *B. B.*, 25 juin); — *Relation entre la forme du cerveau et la grandeur du sujet chez le chien* (*B. B.*, 9 juillet); — *Variation de la composition chimique du cerveau suivant la grandeur de cet organe* (*B. B.*, 30 juillet); — *Variation des diverses parties des centres nerveux en fonction du poids du corps chez le chien* (avec Ch. Dhéré, *B. B.*, 30 juillet); — *Sur le rapport entre la grandeur du corps et le développement de l'encéphale* (avec Dhéré, *Archives de Physiologie*, octobre).

1899. — *Méthode colorimétrique pour apprécier la résistance globulaire* (avec Vast, *B. B.*, 13 mai); — *Action de la toluylènediamine sur les globules rouges* (avec Vast, *C. R.*, 15 mai); — *Du rôle des mouvements dans la perception visuelle monoculaire* (*Revue mensuelle de l'École d'anthropologie*, juin).

1900. — *Sur la teneur en fer de l'hémoglobine de cheval* (avec H. Gilardoni, *B. B.*, 12 mai); — *Sur la toxicité urinaire* (*B. B.*, 9 juin); — *Sur la courbe hématolytique* (*B. B.*, 28 juillet); — *Contre l'application pure et simple des lois de l'osmose aux échanges interstitiels* (*B. B.*, 27 octobre), — *Remarque sur une communication de M. Wallace Wood, intitulée : « Côté cardiaque et côté solaire »* (*B. B.*, 22 décembre).

1901. — *Sur le temps de réaction suivant les races ou les conditions sociales* (*B. B.*, 15 juin); — *Sur l'activité de la réduction de l'oxyhémoglobine aux diverses altitudes* (*Observation sur une communication de* M. Hénocque) (*B. B.*, 23 novembre); — *Repos et travail* (*au point de vue énergétique*). *Rectification à la Bibliographie de* M. Lefèvre (*B. B.*, 1er mars).

1902. — *L'expérience du compas de Weber et la localisation tactile : question de vocabulaire physiologique* (avec V. Henri, 5 avril) ; — *Sur le rôle de la rate dans la fonction hématolytique* (*B. B.*, 19 juillet).

1903. — *Sur la relation entre la longueur de l'intestin et la grandeur de l'animal* *B. B.*, 10 janvier); — *Influence du chloral sur les battements rythmiques dans le cœur de chien excisé* (avec Mme Gatin-Gruzewska, *B. B.*, 7 février); — *Sur la contractilité et l'excitabilité de divers muscles* (avec Mme Lapicque), (*B. B.*, 7 mars) ; — *La loi d'excitation électrique et les décharges de condensateur* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 4 avril); — *Variation de la loi d'excitation électrique pour les divers muscles de la grenouille suivant la rapidité de contraction* (avec Mme Lapicque, *B, B.*, 4 avril); — *Expériences sur la loi d'excitation électrique chez quelques invertébrés* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 9 mai); — *Expression nouvelle de la loi d'excitation électrique* (*B. B.*, 13 juin) ; — *Hyperglobulie périphérique sous l'influence du froid* (avec A. Mayer, *B. B.*, 27 juin); — *Excitabilité et contractilité de divers muscles. Réponse à Mme Joteyko* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 25 juillet); — *Recherches sur la loi d'excitation électrique* (avec Mme Lapicque, *Journal de Physiol. et de Pathol. gén.*, septembre et novembre).

1904. — *A propos d'une communication sur l'activité des combustions organiques aux hautes altitudes* (*B. B.*, 16 avril); — *Critiques générales sur la mesure des échanges par la méthode de* Hénocque (*B. B.*, 10 novembre) ; — *En quoi peut être utile à la Sensitive le mouvement par lequel elle répond à un contact ?* (*B. B.*, 28 mai); — *Deux ascensions en ballon pour l'étude des questions physiologiques* (*B. B.*, 23 juillet) ; — *Diminution de l'hémoglobine dans le sang central pendant les ascensions en ballon* (*B. B.*, 23 juillet) ; — *Oscillogrammes de diverses ondes électriques appliquées à l'excitation musculaire* (*Journal de Physiol. et Pathol. gén.*, septembre); — *Pouvoir d'excitation du régime permanent du courant électrique sur le nerf moteur* (*Annales d'Electrobiologie*, octobre); — *Variation systématique de la loi d'excitation avec la température* (*ibid.*).

1905. — *Observations sur la note de* M. Gellé : *La réforme de l'orthographe et la physiologie* (*B. B.*, 21 janvier); — *Sur l'excitation des nerfs par les ondes électriques très brèves* (*B. B.*, 18 février); — *Durée des processus d'excitation pour différents muscles* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 18 mars) ; — *Sur la forme de la loi d'excitation électrique exprimée par la quantité* (*Réponse à* M. Hoorweg, *B. B.*, 8 avril); — *Poids de l'encéphale en fonction du poids du corps chez les oiseaux* (avec P. Girard, *B. B.*, 8 avril); — *Sur la loi d'excitation électrique en fonction de la durée utile des décharges de condensateur* (*B. B.*, 1er juillet); — *Observations sur la communication de* M. Weiss : *A propos de l'excitation électrique des muscles et des nerfs* (*B. B.*, 8 juillet); — *Ethnogénie des Dravidiens. Conclusion : Prédravidien de type nègre et protodravidien de type blanc* (*B. B.*, 8 juillet) ; — *Sur la grandeur des temps à considérer pour les phénomènes d'excitation* ; *comparaison de la grenouille à quelques invertébrés marins* (*Bull. de la Station biol. d'Arcachon*, 8e année) ; — *Le problème anthropologique des Parias et des castes homologues chez les Dravidiens* (*Soc. d'Anthropologie*, 2 novembre).

1906. — *Influence de la proportion de myéline sur la fixation du chloroforme par les centres nerveux* (*B. B.*, 27 janvier); — *Observations sur une communication de* M. Zanietowski *relative aux lois d'excitation* (*B. B.*, 27 janvier); — *Les nègres d'Asie et la race nègre en général* (*Revue scientifique*, 14 et 21 juillet); — *Comparaison de l'excitabilité du*

muscle à celle de son nerf moteur (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 26 mai); — *Variation d'excitabilité du muscle dans la curarisation* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 9 juin); — *Unité fondamentale des races d'hommes à peau noire. Indice radio-pelvien* (*C. R.*, 2 juillet); — *Poids des diverses parties de l'encéphale chez les oiseaux* (avec P. Girard, *B. B.*, 7 juillet); — *La loi Du Bois-Reymond en présence des conceptions nouvelles sur l'excitation électrique. Communication à la Section de Physiologie de l'Association Médicale Britannique* (*Congrès de Toronto*, août); — *Sur les limites de l'isodynamie; à propos du coefficient isodyname des albuminoïdes. Congrès international d'Hygiène alimentaire*. Paris, 2 octobre); — *Exercices d'observation* (*Leçons de choses*). *Introduction à l'étude des sciences physiques et naturelles* (1 vol. in-12, 224 pages. Cornély, Paris, 1906); — *Sur les fonctions rythmiques des animaux littoraux soumis à l'alternance des marées. Observation sur la note de* M. Bohn, *B. B.*, 29 décembre.

1907. — *Influence d'une variation locale de température sur l'excitabilité du nerf moteur* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 12 janvier); — *Sur la précision dans la question du rythme des marées* (*B. B.*, 23 février et 16 mars); — *Première approximation d'une loi nouvelle de l'excitation électrique basée sur une conception physique du phénomène*, *B. B.*, 13 avril); — *Les théories récentes de l'excitation électrique et les décharges de condensateur* (*B. B.*, 20 avril); — *Sur l'excitation par décharges de condensateur; détermination directe de la durée et de la quantité utiles* (*B. B.*, 27 avril); — *Tableau général des poids somatique et encéphalique dans les espèces animales* (*Société d'Anthropologie*, 2 mai); — *Sur les décharges de condensateur* (*A propos de la note de M.* Cluzet). *Importance de la vérification des formules par la comparaison avec le courant constant* (*B. B.*, 4 mai, 25 mai, 8 juin, 6 juillet); — *Sur le poids de l'encéphale chez les animaux domestiques* (avec Pierre Girard, *B. B.*, 1er juin); — *Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce* (*Soc. d'Anthropologie*, 6 juin); — *Tableau général du poids encéphalique en fonction du poids du corps* (*C. R.*, 24 juin); — *Sur la nature du phénomène par lequel l'électricité excite les nerfs* (*Journal de Physiol. et de Path. gén.*, juillet); — *Recherches quantitatives sur l'excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation* (*Journal de Physiol. et de Path. gén.*, juillet); — *Sur la fécondité des croisements entre races humaines distantes* (*Soc. d'Anthropologie*, 4 juillet); — *Polarisation de membrane dans les électrolytes du milieu physiologique reproduisant la loi de l'excitation électrique des nerfs* (*B. B.*, 6 juillet); — *Sur l'osmose à travers les sacs de collodion* (*B. B.*, 6 juillet); — *Comparaison du poids encéphalique entre les deux sexes de l'espèce humaine* (*B. B.*, 9 novembre); — *Centres échelonnés pour la coordination de la marche chez les crustacés décapodes* (*B. B.*, 30 novembre); — *Différence sexuelle dans le poids de l'encéphale chez les animaux : rat et moineau* (*B. B.*, 21 décembre); — *Plan d'une théorie physique du fonctionnement des centres nerveux*, 28 décembre).

1908. — *Orthorhéonome à volant. Excitabilité de nerfs différents pour des ondes lentes ou rapides* (*B. B.*, 11 janvier). — *Allocution à propos de la mort de M. Giard, président de la Société de Biologie* (*B. B.*, 17 octobre); — *Observation sur la communication de* M. Feuilliée, *intitulée Hémolyse, Flux leucocytaire et ictère* (*B. B.*, 12 décembre 1908); *Limite supérieure sur le mécanisme de la curarisation* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 26 décembre); — *Note sur la récolte du sang de Poulpe en vue d'une étude ultérieure* (avec Dhéré, *B. B.*. 26 décembre).

1909. — *Réponse à M. Weiss* (*Identité de la formule de* Weiss *et* Hoorweg, *B. B.*, 23 janvier); — *Consommations alimentaires d'oiseaux de grandeurs diverses en fonction de la température extérieure* (avec Mme Lapicque, 20 février); — *Les échanges chez les homéothermes au repos en fonction de la température extérieure* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 27 mars); — *Fer du foie chez quelques oiseaux, principalement chez le canard* (avec J. Petetin, *B. B.*, 22 mai); — *Théorie des substitutions alimentaires isodynames et valeur nutritive de l'albumine* (*Revue Scientifique*, 12 juin); — *Actions polaires antagonistes dans l'excitation électrique du cœur de l'escargot* (avec H. Cardot, *B. B.*, 10 juillet); — *Définition expérimentale de l'excitabilité* (*B. B.*, 24 juillet); — *Excitabilité électrique de l'estomac de la grenouille* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 24 juillet); — *Consommations alimentaires des petits oiseaux aux températures élevées* (avec Mme Lapicque, *B. B.*, 31 juillet); — *Théorie de l'excitation électrique précisée par l'étude de la diffusion au moyen d'un modèle hydraulique* *C. R.*, 15 novembre); — *Conditions physiques de l'excitation électrique étudiées sur*

un modèle) hydraulique de la polarisation. 1[er] *mémoire : Théorie et technique.* 2[e] *mémoire : Expériences* (*Journal de Physiologie et de Pathologie générale*, novembre) ; — *Le poids de l'encéphale dans les différents groupes d'oiseaux* (*Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, n° 7).

1910. — *Excitateur pour le sciatique de la grenouille* (*B. B.*, 15 janvier) ; — *Courbe vitale du fer du foie dans l'espèce humaine* (*B. B.*, 22 janvier) ; — *Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire* (*Revue générale des Sciences*, 15 février) ; — *L'addition latente et ses rapports avec le paramètre chronologique de l'excitabilité* (avec M[me] Lapicque, *C. R.*, 21 mars) ; — *A propos d'une réclamation de M.* Weiss (*sur la constante de temps de l'excitabilité ou chronaxie*) (*B. B.*, 23 avril) ; — *Détermination de la chronaxie par les décharges de condensateurs* (avec M[me] Lapicque, *C. R.*, 7 mai) ; — *Variation de la vitesse d'excitabilité avec la température* (avec M[me] Lapicque et M[lle] Filon, *B. B.*, 28 mai) ; — *Action du curare sur les muscles de divers animaux* (avec M[me] Lapicque, *B. B.*, 11 juin) ; — *Modifications dans l'excitabilité du nerf par une striction progressive* (avec H. Laugier, *B. B.*, 2 juillet) ; — *Sur la respiration d'un Batracien urodèle sans poumons. Euproctus montanus* (avec J. Petetin, *B. B.*, 9 juillet) ; — *Nouvelles recherches sur un modèle de la polarisation en vue de la théorie physique de l'excitation* (avec J. Petetin, *Journal de Physiologie et de Pathologie générale*, septembre) ; — *Démonstrations au Congrès international de Physiologie de Vienne*, 27-30 septembre) : 1° *Modèle hydraulique de la polarisation ;* 2° *Excitations sélectives suivant la chronaxie au moyen du double condensateur* (*Archives internationales de Physiologie*, octobre) ; — *Quelques chronaxies chez des Mollusques et Crustacés marins* (avec M[me] Lapicque, *B. B.*, 22 octobre) ; — *Relation du poids encéphalique à la surface rétinienne dans quelques ordres de Mammifères* (*C. R.*, 27 décembre).

1911. — *Essai d'une nouvelle théorie physiologique de l'émotion* (*Journal de Psychologie*, n° 1). — *Sur la résistance du circuit d'excitation dans les mesures d'excitabilité. Dispositif pour les décharges de condensateur* (*Journal de Physiologie et de Pathologie générale*, janvier) ; — *Sur la nutrition des petits oiseaux* (*Bull. du Muséum d'Histoire naturelle*, n° 1) ; — *Sur le signe électrique de l'hydrate de fer colloïdal* (*B. B.*, 11 février) ; — *Le jeûne nocturne et la réserve de glycogène chez les petits oiseaux* (avec M[me] Lapicque, *B. B.*, 11 mars) ; — *Sur la courbe des échanges chez l'homéotherme au repos en fonction de la température extérieure. Réponse à M.* Lefebvre (avec M[me] Lapicque, *B. B.*, 13 mai) ; — *Durée utile des décharges de condensateurs ; expériences sur l'Escargot* (avec M[me] Lapicque, *C. R.*, 10 juillet) ; — *Sur les rats noirs du Jardin des Plantes* (avec M. Legendre, *Bulletin du Muséum*, novembre) ; — *Dispositif pour les excitations rythmiques par décharges de condensateur* (*B. B.*, 23 décembre).

1912. — *Recherches sur l'excitabilité du pneumogastrique ; première approximation de la chronaxie des nerfs d'arrêt du cœur* (avec J. Meyerson, *B. B.*, 13 janvier) ; — *Sur le poids de l'encéphale des Mammifères amphibies* (*Bulletin du Muséum*, janvier) ; — *Curarisation par la Vératrine, antagonismes dans la curarisation* (avec M[me] Lapicque, *B. B.*, 17 février) ; — *Recherches sur l'excitabilité des vaso-moteurs* (avec Boigey, *B. B.*, 2 mars) ; — *Sur l'antagonisme entre le curare et la physostigmine* (avec M[me] Lapicque, *B. B.*, 27 avril).

LAPIN. — Le lapin fait partie, avec le chien, le cobaye, le chat et la grenouille, des animaux usuels de l'expérimentation physiologique. Les raisons en sont multiples : le lapin est de bas prix, facile à se procurer et à nourrir, peu encombrant dans le laboratoire, aisé à manier. L'animal cependant est émotif : son cœur particulièrement réagit avec intensité aux excitations extérieures. Il suffit d'ouvrir un Manuel de physiologie pour voir à chaque page ou à peu près le lapin sujet d'expérience.

Les méthodes de laboratoire ayant pénétré dans la clinique, c'est encore le lapin qui est utilisé par le médecin pour opérer différentes réactions. Journellement à l'hôpital le lapin sert à éprouver la toxicité d'une urine, d'une culture microbienne, à fournir un sérum hémolysant ou agglutinant, etc.

Rappellerai-je enfin l'usage des moelles de lapin dans la vaccination antirabique ?

Nous ne saurions dans cet article passer en revue tous les travaux dont le lapin fait l'objet. Nous nous sommes donc limités à ce qui était essentiel et nous avons

essayé de définir et de préciser l'anatomie et la physiologie, la description et le fonctionnement normal des divers organes de l'animal.

Étant donné le caractère général de l'article, nous avons cru ne devoir point le terminer par un index bibliographique. Qu'il nous suffise d'indiquer comme source synthétique de documents concernant l'anatomie du lapin, *Anatomie des Kaninchen*, par KRAUSE (Leipzig, W: Engelmann) et *Das Kaninchen*, par GERHARDT (Leipzig, 1909).

Il n'existe pas d'ouvrage analogue ayant trait à la physiologie du lapin; c'est donc dans les divers traités de physiologie générale ou comparée, dans les manuels de vivisection, dans les périodiques les plus divers, que nous avons dû puiser pour écrire cette monographie.

I. — ZOOLOGIE.

Caractères zoologiques. — Le lapin — *Lepus cuniculus* — appartient à l'ordre des rongeurs (*Rodentia*, LINNÉ). Les rongeurs ont des incisives sans racine, les canines manquent; les molaires ont des replis d'émail transversaux, l'articulation pour le maxillaire inférieur permet à peine un mouvement de latéralité.

Caractères de la famille des Léporidés. — La formule dentaire est $i\,\frac{2}{1}\;m\,\frac{5}{5}$ ou $\frac{6}{5}$. Les dents n'ont pas de racine. Le cerveau est allongé. Les *foramina optica* sont unis sur la ligne médiane. Le processus zygomatique du maxillaire supérieur a une racine. *Foramen infraorbitale* petit. La face antérieure du maxillaire est percée d'une grande ouverture ou de plusieurs petits orifices. Le palais osseux est court, formant un pont entre les molaires médianes. Les clavicules sont diversement développées. Les parties internes des joues sont couvertes de poils sur une grande partie.

La disposition des incisives supérieures est caractéristique pour l'ordre des Léporidés. Derrière deux grosses incisives à sillon, se trouvent deux plus petites dents, tandis qu'à la mâchoire inférieure on remarque deux incisives seulement.

Caractères du genre Lepus. — Molaires $\frac{6}{5}$. Oreilles longues et larges; clavicules rudimentaires; queue courte, touffue, pattes postérieures longues, plus fortes que les antérieures; en arrière 4, en avant 5 doigts, la plante des pieds est couverte de poils.

Pour ce qui a trait à l'âge paléontologique, le genre *Lepus* remonte au pliocène européen.

Caractères de l'espèce Lepus vulgaris (LINNÉ) **Europeus** (PALLAS), lièvre. Oreilles plus longues que la tête, à extrémité noire; de couleur jaune brun, taché de noir; la nuque jaune rougeâtre, de même que les surfaces latérales des extrémités : le ventre et le partie ventrale de la queue sont blancs; la partie dorsale de la queue est noire, l'iris est jaune brunâtre. Les extrémités (et notamment le tarse), par comparaison avec les lapins, sont relativement longues.

Lepus variabilis. — Lièvre des Alpes, ou lièvre des neiges.

Lepus cuniculus ferus. — Lapin sauvage (Lapin, *Rabbit*, *Coniglio*, *Concjo*, *Coelho*, *Kaninchen*).

Gris brunâtre en dessus; en dessous, surtout la gorge, le ventre et la partie médiane de la cuisse, de couleur blanche. La poitrine est grise. Iris brun. Queue en dessus gris noirâtre, blanche en dessous. Oreilles un peu plus courtes que la tête; tarse relativement court. Poids, $1^{gr}5$, environ.

Le pays d'origine est l'Afrique, l'Europe du Sud, la Grèce, l'Espagne, d'où les lapins envahirent le reste de l'Europe.

Le lapin sauvage vit dans les terrains sablonneux.

Les variétés sont très nombreuses : lapin angora, lapin russe, etc.

Lepus cuniculus domesticus. — Il est de couleur grise, gris-rouge, noire, blanche, albinos (avec iris rouge) ou tachetée. En général l'iris est brun; les oreilles sont de même longueur que la tête. Les femelles apprivoisées se cherchent à l'époque de la gestation un gîte propre où les petits sont à l'abri des attaques du mâle.

Le lapin a comme le lièvre une portée de 30 à 31 jours; il met bas 7 à 8 fois par an, 3 à 9 petits; ceux-ci sont aveugles durant 7 jours, la fente des paupières étant fermée

par entre-croisement des revêtements épithéliaux de ses bords : ils sont apparemment nus, les poils n'étant visibles qu'à la loupe. A l'âge de 5 mois, ils sont susceptibles de procréer; l'accouplement n'a lieu cependant qu'après 6 mois, et les animaux n'atteignent leur développement qu'à un an.

La fécondité du lapin est proverbiale; à maturité sexuelle, la vie des femelles n'est qu'un enfantement constant. Les mises bas ont lieu toutes les 5 semaines. Si l'on accepte cette donnée qu'une femelle met au monde annuellement 7 fois 8 petits, la descendance s'élève en 4 ans à plus d'un million d'individus, à supposer que tous restent vivants.

Domestiqué, le lapin peut même être plus fécond, il peut avoir par an dix fois 12 petits (?) Les femelles jeunes ont moins d'embryons.

Le lapin sauvage atteint 8-10 ans; le lapin domestique, 7-8 ans.

Les différences de sexe sont peu marquées. Le mâle présente l'extrémité supérieure du thorax plus étroite que la femelle. Le poids moyen est de 2 kilogrammes. Les femelles sont généralement plus grasses que les mâles.

Races. — Le croisement a donné lieu à de nombreuses races.

I. *Lapin allemand* (*Lepus cuniculus domesticus*). — A peine 2 kilogrammes. Couleurs variées : gris, jaune-rougeâtre, albinos, tacheté.

Lapin hollandais. — Espèce voisine, en différant par la petite taille.

II. *Lapin de garenne.* — 2g,500 à 3 kil. ; couleurs variées, se domestique facilement; est élevé en France en liberté.

III. *Lapin français.* — Couleurs grise, noire, blanche tachetée; très fécond; c'est un lapin de garenne domestique.

IV. *Lapin argenté.* — Gris d'argent, dont le lapin de l'Himalaya, le lapin russe et le lapin chinois ne sont que des variétés.

V. *Lapin bélier.* — 5 à 7 kilogr., gris, jaune, noir, blanchâtre; oreilles longues et larges, atteignant 0m,55; largeur 0m,14.

VI. *Lapin géant* (patagon). — Grande variété de lapin français, (7-8 kilogr.), mais moins fécond.

VII. *Lapin angora.*

VIII. *Lièvre-lapin.* — Certains lapins domestiques ont une coloration rappelant celle du lièvre; ils tiennent le milieu entre les deux espèces, n'ont pas de caractères nets : les extrémités postérieures sont développées.

Maladies du lapin. — Le lapin domestique est sujet à de nombreuses maladies aiguës et chroniques qui peuvent compromettre le succès de maintes expériences.

Le typhus, la morve, la pneumonie, la diarrhée chronique sont mortelles le plus souvent; la gale finit même par tuer l'animal.

Les maladies limitées aux organes sont surtout la tuberculose, l'ictère, la chlorose, le catarrhe nasal et respiratoire, le catarrhe intestinal, la stomatite, la tympanite, la conjonctivite.

Nombreux sont les parasites susceptibles d'infecter le lapin et de produire des troubles graves : les grégarines, le tænia, les cysticerques, l'echynorynchus, les oxyures, les distomes, etc.

Poids des divers organes. — Chez un mâle de 1198 grammes, Krause indique les chiffres suivants : les fèces pesaient 115 grammes, soit 6 p. 100. Le squelette, y compris les ligaments à l'état frais, 160 grammes; les muscles, 397 grammes; la peau et les poils, 181 grammes. Restaient 344 grammes pour les autres organes.

Les chiffres pour les fèces varient avec l'alimentation. On a noté un poids de fèces de 20 p. 100 avec une alimentation exclusive de foin.

En ce qui concerne les organes isolés, Custor a constaté en p. 100 du corps chez deux lapins :

	Peau.	Squelette.	Muscles.	Intestins.	Organes respiratoires.	Organes digestifs.	Foie.	Rate.	Pancreas.	Organes génito-urinaires.	Cœur.
Mâle. . .	13,5	12,4	55,7	18,3	»	»	»	»	»	»	»
Femelle .	13,0	12,5	54,7	19,7	»	»	»	»	»	»	»
Moyenne.	13,2	12,4	55,2	19,0	1,5	10,7	6,2	0,1	0,3	1,7	0,9

II. — CONTENTION.

Anesthésie. — Les anesthésies à l'éther et au chloroforme sont peu recommandables, entraînant facilement la mort; une éponge, imbibée de quelques gouttes de chloroforme tenue devant les narines de l'animal, amène en 6 à 8 secondes un arrêt subit du cœur et de la respiration en inspiration. V. Dupont et J. Gautrelet (*C. R. Ac. sc.*, 1912) ont insisté sur l'intérêt que présente l'anesthésie par voie *rectale* chez le lapin, à l'aide de mélanges titrés d'air et de chloroforme.

Il est préférable d'user de morphine; on injecte sous la peau quelques centimètres cubes d'une solution à 1 p. 100.

Le chloral donne lieu à un sommeil plus ou moins persistant pendant lequel l'animal réagit aux excitations mécaniques; la respiration est ralentie, le cœur et la pression sanguine sont affaiblis. On peut injecter le chloral (solution à 5 p. 100, 0,03 par kilo dans la veine marginale de l'oreille). Ch. Richet recommande l'injection péritonéale.

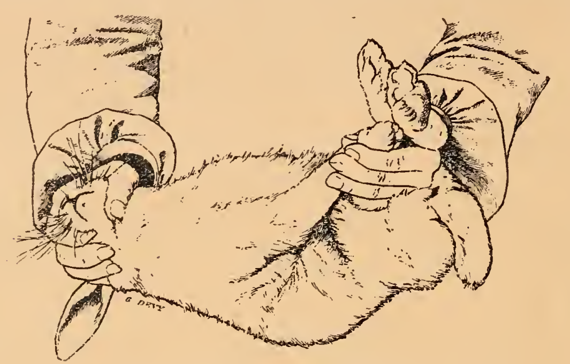


Fig. 1. — Contention simple du lapin par les deux mains d'un seul aide.

On peut curariser les lapins, mais auparavant il faut pratiquer la trachéotomie, afin de faire la respiration artificielle.

Le chloralose enfin ne donne pas des résultats absolument constants.

Comment tuer le lapin? — Pour tuer les lapins opérés, il est divers modes; la strangulation est utilisée par quelques physiologistes. Certains provoquent l'asphyxie en quelques minutes, en comprimant la trachée à l'aide d'une pince. On peut ouvrir le thorax, chloroformer l'animal, piquer le bulbe entre l'occipital et l'atlas, simplement enfin donner quelques coups secs à l'aide de la main sur la nuque.

Préhension et Contention. — Il faut saisir le lapin de manière à avoir la main en dehors des atteintes des dents et des griffes. De plus, il faut se tenir pour averti que le lapin fait des mouvements extrêmement subits et exposant les opérateurs à manquer les expériences ou à être blessés (C. Bernard).

Quand on opère, on peut se contenter souvent d'un seul aide pour maintenir l'animal, surtout si la vivisection porte sur la région du cou. A cet effet, l'aide saisit fortement la tête de l'animal avec la main droite, le pouce appuyé sur la mâchoire inférieure, tandis que les quatre doigts s'appliquent sur la voûte cranienne. De la main gauche il assujettit à la fois les quatre membres et les porte en arrière; il suffit pour cela de saisir les pattes de derrière et l'une des pattes de devant entre le pouce et les trois derniers doigts, tandis que l'autre patte antérieure est maintenue entre l'index fortement serré contre le médius.

Mais il est préférable en général de se servir de l'appareil de Czermak, lequel immobilise d'une façon parfaite tout le lapin et maintient surtout très bien la tête. Cet appareil se compose d'une planche garnie de trous pour attacher les membres de l'animal,

A une extrémité de cette planche s'élève une tige verticale de fer sur laquelle glisse, de manière à être arrêtée à différents niveaux, une tige horizontale dont l'extrémité libre porte l'appareil destiné à fixer la tête : ce n'est autre chose qu'un mors en fer placé entre deux sortes de mâchoires métalliques. On introduit le mors derrière les incisives du lapin, à l'aide de la vis on rapproche les deux mâchoires qui serrent étroitement la tête et le museau en s'appliquant l'une sur le crâne, l'autre sur le maxillaire inférieur, jusque vers son angle postérieur et au delà. La tête est ainsi fixée, et, l'appareil qui la maintient pouvant isoler sur son axe transversal, on peut incliner le cou de l'animal vers la droite ou la gauche selon les nécessités de l'opération.

Les différents mors, les différentes tables imaginées depuis, ne sont que des modifications plus ou moins heureuses de l'appareil de Czermak.

On trouvera dans les *Travaux de laboratoire* de Roussy la description d'un certain nombre de ces appareils, en particulier des tablettes d'immobilisation (p. 138), et des mors ouvre-bouche.

Dans le même ouvrage, on trouve également le plan de cages métalliques, stérilisables, permettant donc de recueillir aisément et proprement les urines du lapin.

III. — DIGESTION.

Inanition. — Le lapin vit environ 12 jours, d'après Dugès, et 17 jours d'après Cl. Bernard, sans aliment.

La marche de la perte horaire de poids chez le lapin à jeun est (Rubner) :

Du premier au deuxième jour, 2 gr. 5.

Du deuxième au huitième, 1 gr. 5.

Ch. Richet a déterminé la durée de l'inanition chez le lapin bien portant et chez le lapin malade ; elle est de dix jours dans le premier cas ; de quatre jours dans le second. La dénutrition chez l'animal fébricitant est très rapide ; elle peut s'élever à 5 grammes par kilogramme et par heure chez le lapin.

Alimentation. — Le lapin est herbivore et possède une dentition et un tube intestinal, adaptés à son alimentation.

Nous signalerons les recherches récentes de A. Ignatowski, qui eut l'idée d'étudier les troubles occasionnés par une nourriture carnée chez le lapin.

Les lapins nourris exclusivement de viande (80 grammes dans les 24 heures) succombent en 10 jours à une intoxication acide. Avec une alimentation mixte (3 à 20 grammes de viande), on observe des troubles digestifs portant sur le gros intestin et de la néphrite aiguë parenchymateuse. Une ingestion prolongée de petites doses de viande agit sur les organes parenchymateux : altérations cirrhotiques au premier degré du foie, néphrite interstitielle, sclérose très prolongée de l'aorte : Garnier et Simon (1907) ont également insisté sur les foyers de nécrose cellulaire avec afflux leucocytaire réalisés dans le foie du lapin soumis au régime carné.

Déglutition. — Œsophage. La couche musculaire de l'œsophage est formée de deux sortes de fibres, les unes externes, longitudinales ; les autres, internes, circulaires. Suivant la région considérée, ces fibres sont striées ou lisses : le passage se fait graduellement des premières aux secondes à mesure qu'on descend vers le cardia.

Les nerfs moteurs de l'œsophage proviennent, d'après Rethi, des trois nerfs glosso-pharyngien, vague et spinal.

Jolyet (1866) a montré que l'influence exercée par le vague sur l'œsophage revient en partie aux filets propres, et en partie au spinal.

Chez le lapin, comme probablement chez l'homme, les fibres motrices destinées à la portion trachéale de l'œsophage n'abandonnent le tronc du pneumogastrique qu'avec le récurrent. Aussi, quand sur un lapin on électrise légèrement ce dernier nerf à son origine, détermine-t-on la tétanisation énergique de cette région.

La section des pneumogastriques au niveau du cou paralyse les nerfs moteurs de l'œsophage, puisque ceux-ci suivent le trajet des récurrents.

Pas de nerf d'arrêt, pour l'œsophage du lapin (Espezel). D'après Waller et Prévost (1867), et Luscher (c. p., ix, 477), l'excitation des récurrents donne lieu à des mouvements réflexes de déglutition.

Ranvier a montré que chez le lapin où les muscles sont, comme on vient de le voir, en majorité striés, les mouvements péristaltiques de l'œsophage une fois commencés, leur propagation n'est pas arrêtée par la section brusque des vagues. Le plexus ganglionaire situé dans la musculature de l'œsophage participe à l'excitation et à la coordination des mouvements péristaltiques de cet œsophage.

Glandes salivaires. — De chaque côté, dans la bouche, 6 glandes salivaires : sous-orbitaire, buccales, mandibulaire superficielle, parotide, sous-maxillaire, sublinguale.

Glande sous-orbitaire. — Longueur sagittale : 8 millimètres; largeur et épaisseur, 4 millimètres; poids, 0 gr. 15. Elle est située dans l'angle inférieur et antérieur de la cavité orbitaire, derrière la racine du processus orbitaire de l'os zygomatique, à l'extrémité antérieure de la paupière inférieure : latéralement, elle est contiguë aux alvéoles des troisième, quatrième et cinquième molaires; son canal débouche vers la troisième molaire supérieure.

Glandes buccales. — Sont situées entre la muqueuse buccale et le muscle buccinateur; les supérieures se composent d'un lobule isolé qui débouche par un court canal à côté de la glande infra-orbitaire. La glande buccale inférieure cylindrique a 12 millimètres de longueur, 4 à 5 millimètres de largeur, et pèse 11 centigrammes. Elle a son axe longitudinal parallèle au bord supérieur de la partie buccale du corps du maxillaire inférieur, 4 à 5 conduits débouchent vers la première ou deuxième molaire inférieure.

Glande mandibulaire superficielle. — Petite glande située près de l'alvéole de la canine inférieure.

Parotide. — Pèse environ 1 gramme. On lui distingue 3 parties : la partie supérieure comprend un lobe plat de 1 centimètre de diamètre et 2 centimètres d'épaisseur; le lobe supérieur est situé devant le pavillon de l'oreille, derrière le bord postérieur et l'insertion du masséter, au-dessous du processus temporal de l'os zygomatique ; le lobe intermédiaire est long de 2 et 3 centimètres, large de 3 millimètres, épais de 1 à 2 millimètres, se cache derrière l'angle du maxillaire inférieur ; le lobe inférieur est triangulaire, long de 1 centimètres, épais de 4 à 5 millimètres et situé derrière l'insertion du ptérygoïdien interne sur le maxillaire inférieur; il empiète sur le tendon du muscle mandibulé, est en rapport avec la glande sous-maxillaire, et recouvert par le tissu cellulaire sous-cutané et la peau.

Canal de Sténon. — Chez le lapin la disposition anatomique du canal de Sténon est analogue à celle du chien ; le canal se dirige directement en avant, de son point d'origine à la partie médiane du bord antérieur de la glande parotide vers le bord antérieur du masséter dont il croise transversalement les fibres, et débouche à la muqueuse buccale en face de la dernière molaire supérieure.

Procédé opératoire. — Pour mettre à nu le canal, le procédé est le même que chez le chien. Seulement, comme à cause de son petit calibre ($0^{mm},2$) il est presque impossible d'y introduire une canule, on agit ainsi pour se procurer de la salive parotidienne: l'animal étant immobilisé, on rase la joue; puis on fait une incision verticale qui divise la peau, le tissu cellulaire, les vaisseaux et nerfs jusqu'au muscle masséter. On a ainsi une plaie qui saigne un certain temps. L'écoulement sanguin étant arrêté, quand l'animal exécute des mouvements de mastication, on voit sourdre du canal de Sténon, sectionné pendant l'opération, la salive qui coule goutte à goutte ; la salive est obtenue en petite quantité, et la fistule ne tarde pas à s'obstruer.

Pour avoir sur le lapin une fistule intermittente versant le liquide sécrété tantôt dans la bouche, tantôt au dehors, on a proposé le procédé suivant : on perfore de part en part la joue au niveau du canal parotidien et dans la plaie on introduit un petit tube d'argent à double rebord, ouvert à ses deux bouts. Un de ses orifices communique avec l'extérieur, l'autre avec l'intérieur de la bouche. Au milieu de ce tube, se trouve une ouverture latérale, que l'on place vis-à-vis du bout parotidien du conduit sectionné. La salive s'écoule ainsi dans ce tube et se porte en partie dans la bouche, en partie au dehors. Il n'y a qu'à boucher l'orifice interne ou l'orifice externe suivant que l'on veut que la totalité de la salive s'écoule au dehors ou au dedans. On arrive à cela facilement au moyen d'un petit bouchon qui glisse dans l'intérieur du tube, et que l'on promène

au moyen d'une tige qui le traverse, de façon à boucher tantôt l'orifice intérieur, tantôt l'orifice externe (Livon).

Glande sous-maxillaire. — De forme ellipsoïde, elle a une longueur d'environ 1cm,5; son poids est de 0gr,6; elle se trouve dans la partie médiane de la portion antérieure de l'appendice du muscle ptérygoïdien interne recouverte en bas par le fascia et le muscle sub-mental; en arrière elle est contiguë à la partie inférieure de la parotide : dans la ligne médiane elle rejoint la glande du côté opposé : au-dessus d'elle se trouve le muscle mylo-hyoïdien.

Canal de Wharton. — Chez le lapin, le canal de Wharton est trop ténu pour que l'on puisse y introduire une canule. Il a 0mm,3 de diamètre, 3cm. de longueur et des parois très minces; il est couché d'abord sur la partie antérieure de la glande sous-maxillaire, il suit le tendon d'origine du muscle mandibulé, se croise avec lui, et avec l'artère maxillaire externe à angle droit, parvient au bord postérieur du mylo-hyoïdien par dessus celui-ci et par-dessus le génio-hyoïdien. Il court ensuite au-dessus de la sublinguale contre la face latérale des muscles hyoglasse et génioglosse et s'ouvre à côté du frein de la langue sans qu'il existe de papille.

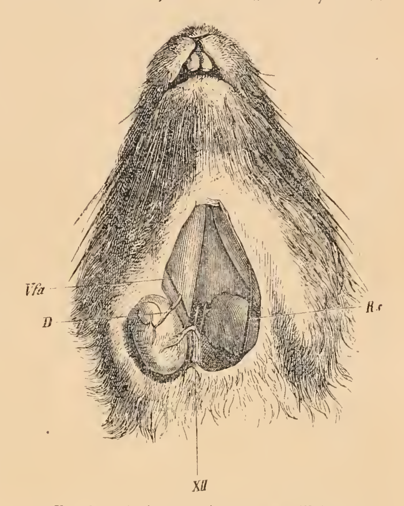


Fig. 2. — Artère et veine sous-maxillaires. *D*, canal de la sous-maxillaire; *Vfa*, veine faciale antérieure; *XII*, hypoglosse; *Rs*, rameau sous-mentonnier gauche venant de l'artère maxillaire externe gauche.

Glande sublinguale. — La glande sublinguale oblongue a 14mm. de long, 3mm. de large, 2 mm. d'épaisseur; elle pèse 0gr,1 ; se trouve au fond de la cavité buccale ; y débouchent ses canaux excréteurs, au-dessus du muscle mylo-hyoïdien, qui les sépare de la glande sous-maxillaire, sur le côté du muscle génio-hyoïdien.

Salive. — Peu de documents sur sa composition, C. Bernard, dans la *Physiologie expérimentale,* dit que la salive parotidienne du lapin est plus active que celle du chien.

Œhl cite le sulfocyanure de potassium comme élément de cette salive parotidienne.

Langley a découvert une enzyme dans la sous-maxillaire.

Enfin, C. Bernard (1858) a constaté que, dans l'état de repos, la sous-maxillaire ne sécrète pas et que le sang veineux est alors noir. Mais, si on excite la sensibilité gustative par application d'un peu de vinaigre sur la langue, le sang présente une teinte vermeille et la sécrétion est éveillée. Mêmes effets en excitant la corde du tympan.

Dents. — On trouve deux incisives à la mâchoire inférieure, 4 à la mâchoire supérieure, dont 2 petites en arrière des principales : 10 molaires à la mâchoire inférieure, 12 à la mâchoire supérieure.

A noter que les incisives du lapin ont un accroissement continu durant toute l'existence.

Estomac. — La capacité moyenne de l'estomac est de 4 à 5 décilitres.

Allongé d'un côté à l'autre, incurvé sur lui-même, parfois légèrement étranglé dans sa partie moyenne, ce réservoir présente deux faces, une grande courbure convexe de 26cm. de pourtour, une petite courbure concave, une extrémité gauche (le cul-de-sac) et une extrémité droite, plus étroite, se continuant avec le duodénum dont le sépare un rétrécissement (cul-de-sac droit).

Quand on ouvre l'estomac, on est frappé par la différence d'aspect que présente la membrane interne suivant qu'on l'examine à gauche ou à droite. Du côté gauche elle a tous les caractères de la muqueuse œsophagienne : elle est blanchâtre, sèche et recou-

verte d'une épaisse couche d'épithélium. A droite, elle devient épaisse, ridée, spongieuse, vasculaire, prend une teinte rouge brunâtre, rendue marbrée par des taches beaucoup plus foncées, perd de sa consistance et ne paraît plus revêtue que d'une très légère pellicule épithéliale.

Le changement de propriétés qui établit cette distinction s'opère brusquement, et la séparation des deux muqueuses est indiquée par une crête saillante plus ou moins sinueuse et nettement dessinée. D'où deux compartiments ou sacs : le sac gauche est considéré comme une sorte d'isolement de l'œsophage (lequel s'insère sur le milieu de la petite courbure). Le sac droit constitue le véritable estomac, c'est à lui seul qu'est dévolue la fonction sécrétoire.

Les glandules peptiques sont logées surtout dans la portion moyenne de l'estomac, tandis que les glandes à mucus sont disséminées dans ces autres régions : aussi est-ce dans la portion moyenne que les liquides fournis par les parois de l'estomac du lapin présente au plus haut degré l'acidité et les caractères propres du suc gastrique (Prevost et Le Royer, 1825), Schiff a trouvé que le suc gastrique préparé avec la portion pylorique ne jouissait que de propriétés digestives faibles, tandis que le liquide obtenu avec le cardia avait une grande puissance (M. Longet).

Prout a montré que l'estomac du lapin contient de l'acide chlorhydrique libre.

Zweifel et Wolfhügel ont vu, 15 jours après la naissance du lapin, la pepsine apparaître, mais ce n'est qu'un mois plus tard que l'estomac en renferme la quantité normale : la sécrétion gastrique est acide à la naissance. L'estomac du lapin contient constamment des aliments. Même après plusieurs jours d'abstinence, on trouve encore des aliments dans l'estomac du lapin que l'on sacrifie.

Péristaltisme de l'estomac. — Le péristaltisme gastrique du lapin, dit Auer (1907, *Amer. Journ., of Physiol,* xviii, 360), peut s'observer à la seule inspection de l'épigastre. On peut enregistrer les mouvements à l'aide de tambours. L'ouverture de la cavité péritonéale inhibe le péristaltisme qui réapparaît dès la fermeture de la cavité. Le jeûne diminue les mouvements, la distension de l'estomac les augmente. Les vapeurs d'éther et de chloroforme les inhibent.

Les sons que l'on entend dans la région pylorique sont dus à l'expulsion des matières liquides gastriques, pénétrant dans le contenu gazeux du duodénum.

On observe chez le lapin une portion préantrale bien définie avec sphincter.

Foie. — Le foie est une glande de coloration brun-rouge, de consistance molle, non élastique. Il se divise en 4 lobes principaux et plusieurs autres lobes plus petits.

Le canal cholédoque débouche dans la paroi supérieure de la portion initiale du duodénum, à environ 1 cm. à droite du cardia; il permet l'introduction d'une canule. Il comprend le canal cystique et le canal hépatique. Celui-ci conduit la bile hors du lobe hépatique gauche. Dans le canal cystique prennent naissance des canaux plus petits, qui sont réservés aux autres lobes du foie.

A noter la présence d'une vésicule biliaire.

La *Technique*, pour extirper un lobe ou plusieurs lobes du foie, consiste à faire une incision médiane de la paroi abdominale du lapin, incision commençant à l'appendice xyphoïde et longue d'environ 6 cm. Faire l'ablation au galvano-cautère.

Fistule biliaire. — Même incision.

Poids du foie. — 79 mensurations ont été faites, dont 29 par Mackay; les autres sont dues à Nasse, Falck, Lapicque, Ch. Richet, etc. Le poids moyen est d'environ 60 gr. pour un lapin moyen de 1 456 gr. (v. art. **Foie**).

Composition. — 1 000 p. de foie de lapin renferment (Oidtmann) 560,5 p. d'eau; 439,5 p. de matières solides.

Zaleski a trouvé 189 p. de fer dans 1 000 p. de matières solides. et Oidtmann 8,12 de sels minéraux.

D'après Dastre, 1 gr. de foie débarrassé de sang contient 0,040 de fer.

Heffter (1891) a dosé la lécithine dans le foie des lapins normaux et après intoxication phosphorée. Sur 13 lapins normaux, la proportion de lécithine a été de $1^{gr},38$ pour des lapins de 1 740 gr. en moyenne, 12 lapins intoxiqués n'avaient plus que $11^{gr},3$ de lécithine pour 1 000 gr. de foie; grande diminution, par conséquent.

D'après Paton, le poids de cholestérine est égal à 0,06 du poids du foie.

Baldi (1887) a trouvé la jécorine dans le foie de lapin.

Pigments. — La bile de lapin est ordinairement vert clair; cette couleur est due au pigment biliprasinique, comme le démontre l'expérience suivante :

On étend la bile à 5 volumes. On traite par quelques gouttes de soude à 30 p. 100. La liqueur devient jaune et trouble. On chauffe, la couleur jaune s'accentue et passe au rouge. Le trouble se reproduit par refroidissement.

On ajoute de l'acide acétique glacial, la liqueur prend la couleur verte : le virage peut-être alternativement plusieurs fois répété.

La liqueur verte soumise à l'action du vide passe au jaune que l'acide ne détruira plus.

Quelquefois, rarement cependant, la bile de la vésicule est blanche et trouble, elle est semblable à celle que l'on nomme bile décolorée dont les pigments on été déposés. Il faut admettre ici que les pigments font défaut, ce qui démontrerait l'indépendance des deux processus qui fournissent l'un les acides biliaires, l'autre le pigment, ou que le pigment biliaire aurait été oxydé jusqu'à décoloration (ce qui est moins vraisemblable, quoique possible).

La réaction de cette bile est alcaline. L'action des oxydants ou des réducteurs n'y change rien (Dastre et Floresco. *Les matières colorantes du foie*).

Quantité. — 1 kilogramme de lapin produit environ 133 grammes de bile, résultat acquis à l'aide de mesures faites sur 6 lapins pesant de 690 à 1.107 grammes et qui donnèrent environ 115 grammes par 24 heures.

D'après Herring et Sutterland Simpson (1907), la bile s'écoule sous une pression de 306 millimètres d'eau. Bürker estimait à 80 millimètres environ cette même pression.

Pancréas. — Il se trouve entre deux lames de mésentère sous forme d'arborisations; les principales branches de son système de canaux excréteurs étant divergentes entre elles et ne portant chacune que peu de lobules sécréteurs (C. Bernard).

Il s'étend du côté gauche, contre le bord supérieur du côlon transverse jusqu'à l'extrémité inférieure de la rate. Il a une longueur de 18 centimètres environ, une largeur de 2 centimètres; il pèse $0^{gr},61$.

La tête n'est pas séparée du corps.

Chez le lapin, l'estomac n'étant jamais vide, les phases de repos et d'activité des cellules pancréatiques sont difficiles à délimiter. Heidenhain a constaté que les granulations occupent, durant le jeûne, la plus grande partie des cellules, et pendant la digestion, le bord interne central de celles-ci. Kühne et Lee ont suivi au microscope sur le lapin vivant les modifications des cellules pancréatiques. Pendant le repas elles forment un tout optique continu. Quand la sécrétion s'établit, les contours des cellules s'accusent, la situation de la base devient plus nette, les granulations de la zone cellulaire interne s'avancent vers la lumière de l'acinus, deviennent plus petites et finissent par disparaître complètement.

C'est chez le lapin que Langerhans, qui le premier fit une bonne étude de l'anatomie fine du pancréas, découvrit les cellules centro-acineuses. Ayant fixé un pancréas de lapin pendant trois jours dans la liqueur de Müller, Langerhans (1869) remarqua, régulièrement réparties dans la glande, des taches de forme assez généralement arrondies, facilement isolables par dissociation de la glande fraîche. Ces taches ou amas sont formées par l'agglomération de cellules polygonales, de faibles volumes, à noyau clair, ne renfermant pas le gros nucléole que l'on trouve dans les cellules sécrétrices.

Canal de Wirsung. — La distance entre les deux embouchures des canaux pancréatique et cholédoque est très grande (presque 30 centimètres); il y a un petit cancal pancréatique accessoire qui va s'ouvrir dans le cholédoque (C. Bernard).

Quoique d'un petit calibre, 1 millimètre de diamètre, le canal de Wirsung se prête assez bien à l'opération de la fistule, que l'on pratique en faisant une incision sur la ligne blanche, quand le lapin est en période de digestion des graisses ; les chylifères de l'intestin se dessinent sous forme de vaisseaux blancs ; or l'aspect blanc de ceux-ci ne commence à se dessiner, à la surface de l'intestin et sur le mésentère, qu'à partir de l'abouchement du canal pancréatique. Il n'y a émulsion et digestion des graisses que là où il y a du suc pancréatique (Cl. Bernard).

Pawlow, Arnozan et Vaillard, Vassale ont constaté après ligature du canal de

Wirsung atrophie et transformation scléreuse du pancréas. Tiberti a vu deux mois après la ligature l'apparition de cellules riches en granules à proximité d'acini atrophiques et de conduits dilatés, parmi le tissu conjonctif néoformé.

Suc pancréatique et suc intestinal.

Valentin a constaté l'action saccharifiante du suc pancréatique de lapin, préparé par macération (1844); Bouchardat et Sandras (1846) ont vu que la fécule de pomme de terre était digérée surtout dans l'intestin grêle.

Le suc intestinal de lapin dédouble le saccharose en glucose et lévulose (Cl. Bernard).

Bayliss et Starling (*J. of Physiol.*, 1901) ont signalé la *sécrétine* dans l'intestin grêle du lapin.

Hamill (*J. of Physiol.*, xxxiii) en a extrait l'*entérokinase*. Pour cela il a mis à macérer la muqueuse intestinale dans l'eau chloroformée pendant 36 heures; puis il filtra le liquide sur bougie Berkfeld.

Scheunert a conclu de ses recherches (1907 et 1909) que le cæcum du lapin renferme une substance qui liquéfie la cellulose. La quantité de cellulose dissoute dépend de la richesse en microorganismes.

Toutefois les liquides dépourvus de microorganismes peuvent encore dissoudre une légère quantité de cellulose. Le liquide cæcal contient : un ferment protéolytique, un ferment amylotique, un ferment lactique, un ferment inversif, mais pas de ferment lipolytique.

Ustzangew avait déjà montré que les lapins privés de cæcum digéraient une quantité de cellulose plus petite que les animaux normaux.

Érepsine. — Vernon (*J. of Physiol.*, 1905, xxxiii. 82) a étudié le pouvoir érepsique des tissus du lapin; l'érepsine, que Cohnheim a découverte dans l'intestin, se trouve, en effet, dans tous les tissus. La quantité croît beaucoup durant le développement utérin, et les premiers jours de la vie, surtout dans le foie et le rein.

La muqueuse intestinale est plus pauvre que celle du chien.

Muqueuses de :	Chien adulte.	Lapin adulte.
Estomac.	—	0,05
Duodénum.	14,8	4,5
Jéjunum.	14,3	6,5
Iléon.	13,3	7,1
Gros intestin.	3,7	0,4

Intestins. — **Anatomie.** — La longueur totale de l'intestin du lapin est de 6 mètres environ, dont $3^{m},10$ pour l'intestin grêle.

L'intestin grêle présente un énorme renflement à sa terminaison au cæcum, renflement tapissé intérieurement par une fort belle glande de Peyer, et désigné, pour cette raison, sous le nom de poche glanduleuse. Les autres glandes segmentées sont également très développées, et remarquables par leur épaisseur, mais peu nombreuses : on n'en compte que six à huit. On les distingue très bien à l'extérieur à travers les minces parois de l'intestin, quand celui-ci a été, au préalable, lavé et insufflé. Cet intestin gagne le cæcum, en se plaçant en avant de la première portion du côlon.

Le cæcum est volumineux; il affecte la forme d'un cul-de-sac conoïde. Brusquement atténué près du sommet, incurvé en arc ou en grappe à son extrémité supérieure; mais cette grappe n'est pas nettement séparée du côlon, et se continue avec lui, sans présenter d'étranglement. La surface intérieure de ce réservoir offre une particularité curieuse : elle est parcourue par une lame muqueuse spiroïde qui décrit une vingtaine de tours sur les parois de l'organe, et s'arrête à 10 centimètres environ de la pointe. Cette lame, dont la présence est marquée à l'extérieur par une dépression qui correspond au bord adhérent, peut avoir 1 centimètre et plus de largeur. Quant au cul-de-sac inférieur du viscère, dans lequel cette lame ne se prolonge point, il offre aussi une véritable poche glanduleuse. L'orifice de ce dernier intestin ne fait pas saillie à l'intérieur du cæcum; la valvule de Bauhin représente un disque percé, analogue à l'iris, et fixé par sa grande circonférence sur le fronton de cet orifice.

Le côlon se divise en deux parties : la première, renflée, bosselée, pourvue même de

bandes longitudinales rudimentaires à la surface extérieure, couverte sur sa surface intérieure de saillies arrondies et régulièrement disposées, qui ressemblent à d'épaisses villosités ou à des traces de valvules conniventes; la seconde, plus étroite et plus régulièrement cylindrique, s'accole au duodénum, remonte dans la région diaphragmatique, en suivant cet intestin, et se termine au rectum, après avoir décrit plusieurs circonvolutions flottantes; sur les côtés du rectum, deux glandes allongées qui viennent s'ouvrir dans la région périnéale. (Chauveau, *Anat. comp.*, p. 479.)

Ce sont là les seules particularités de l'intestin chez le lapin. Ses analogies sont très grandes avec celui des solipèdes en général, du cheval. (Voy. **Cheval.**)

Cuvier donne les chiffres suivants, relatifs à la longueur de l'intestin :

	Lapin sauvage. mèt.	Lapin domestique (Duval). mèt.	Lièvre. mèt.
Longueur du corps	0,414	0,400	0,513
Intestin grêle	3,192	3,150	3,794
Cæcum	0,324	0,410	0,676
Côlon et rectum.	1,082	1,080	1,623
Longueur de l'intestin total .	4,598	4,65	6,033

Le tableau suivant est dû à Custor :

	Poids du corps en grammes.	Surface intestin. en cmq.	Surface de l'intestin grêle p. 100.	Surface du gros intestin p. 100.
Mâle.	1144	2432	48,4	46,6
Femelle	1120	2220	47,2	47,2
En moyenne	»	»	47,8	46,9

Hédon et Fleig (*Arch. int. Phys.*, III, 1905, 97) ont composé un liquide dans lequel un fragment d'intestin grêle de lapin étant plongé continue à présenter des mouvements péristaltiques pendant huit à douze heures, à 37°, alors que dans le liquide de Locke l'irritabilité disparaît après quatre ou cinq heures.

La composition du liquide est la suivante :

Eau.	1 000
NaCl.	6
KCl.	0,3
$CaCl^2$	0,1
SO^4Mg.	0,3
PO^4HNa^2	0,5
CO^3NaH.	1,5
Glucose	1
Oxygène.	à saturation

Les auteurs insistent sur la nécessité du calcium pour la production du péristaltisme.

Mouvements de l'intestin. — Dans le *petit intestin* du lapin, deux sortes de mouvements : les contractions rythmiques musculaires (mouvements pendulaires), et de vraies contractions péristaltiques. Celles-ci sont dues au système nerveux local (contraction au-dessus, inhibition au-dessous du point excité).

L'excitation ascendante est très marquée; l'inhibition descendante très limitée et étendue, et de peu de durée.

Les vagues sont moteurs; et les splanchniques, inhibiteurs. (Bayliss et Starling, *J. of Phys.*, XXIII, 138).

Les mouvements du *gros intestin*, comme ceux du petit intestin, sont sous le contrôle d'un mécanisme nerveux local. La contraction péristaltique dans le segment isolé est due à la combinaison d'impulsions excitatrices ascendantes, inhibitrices descendantes, qui prennent naissance dans le plexus nerveux local, grâce à la présence d'agents stimulants dans la lumière du segment.

L'activité du mécanisme local diminue de la valvule iléo-cæcale à l'anus, de sorte que, normalement, l'innervation extrinsèque est plus importante que l'innervation intrinsèque lors du fonctionnement du dernier segment du côlon (v. g. dans la défécation).

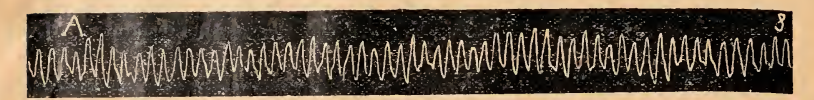


Fig. 3. — Contractions normales d'un segment d'intestin grêle de lapin de 3 cm. dans une solution de sérum artificiel (9 h.).

Les nerfs sympathiques arrivant du côlon jouent un rôle inhibiteur sur les tuniques intestinales. Les nerfs viscéraux *pelviens* sont des nerfs moteurs de l'intestin. (Bayliss et Starling, *J. P.*, 1900-1901, xxiii, 118; Langley et Magnus (*J. P.*, xxxii, 50, 1905), confirment ces données.

Côlon et rectum. — Dès qu'une certaine quantité de matières fécales s'est accumulée en un point du côlon, celui-ci se resserre et s'étrangle au-dessus de la partie renflée; cette contraction persiste pendant qu'une seconde accumulation de fèces se forme au-dessus, et ainsi de suite; d'où l'aspect moniliforme de cette portion du gros intestin.

Les petites masses stercorales s'amassent ensuite dans le rectum, sans se confondre. (Milne-Edwards, vii, 137.)

Langley et Anderson ont vu que le nerf sacré contracte à la fois, chez le lapin, les fibres longitudinales et circulaires du rectum.

Matières fécales. — Le lapin excrète par an plus de 50 kilogrammes de matières fécales. (Aster, 1876.)

La composition en est la suivante :

	Matières fraîches.	Matières sèches.
Eau	52,910	6,710
Substances organiques	41,920	83,040
Oxyde de fer	0,227	0,451
Chaux	8,485	0,962
Magnésie	0,242	0,483
Potasse	0,870	1,726
Soude	0,067	0,132
Acide phosphorique	0,522	1,036
Acide sulfurique	0,204	0,404
Acide silicique	0,422	0,837
Chlore	0,124	0,246
Sable	2,050	4,060
	100,017	100,030
Azote p. 100	0,894	1,77

Les cendres contiennent p. 100 :

	P. 100.
Oxyde de fer	7,275
Chaux	15,545
Magnésie	7,756
Potasse	27,885
Soude	2,147
Acide phosphorique	16,731
Acide sulfurique	6,538
Acide silicique	13,525
Chlore	3,974
	100,480

Toxicité du contenu intestinal. — Elle varie, dans l'intestin grêle du lapin, de $3^{cc},6$ à 5 centimètres cubes par kilogramme. La ligature de l'intestin grêle provoque une accumulation de liquide trois fois plus toxique. Dans le duodénum, se trouvent les

matières les plus toxiques. Les poisons intestinaux sont variés. Les uns, précipités par l'alcool, provoquent la diarrhée, et tuent par paralysie ; les autres, solubles dans l'alcool, sont convulsivants. (Roger et Garnier, *B. B.*, 1905.)

Absorption en général. — Absorption par les lymphatiques. — Fodera injecta, chez de jeunes lapins, une infusion de noix de galle dans la plèvre ou la vessie, et une solution de sulfate de fer dans la cavité péritonéale, il trouva bientôt un précipité noir dans le canal thoracique et dans d'autres parties du corps. De même, en introduisant du ferrocyanure de potassium dans l'abdomen ou une dissolution de sulfate de fer dans la plèvre, il trouva du bleu de Prusse dans les ganglions mésentériques et le canal thoracique. Résultat analogue en emprisonnant une solution de ferrocyanure de potassium dans une anse intestinale dont la surface extérieure fut mise en contact avec une solution de sulfate de fer. Enfin, le ferrocyanure ayant été introduit dans le tissu conjonctif sous-cutané de la cuisse de plusieurs lapins jeunes, on constate la présence de ce sel après une demi-heure dans le canal thoracique (*Rech. exp. sur l'absorption et l'exhalation*, 1824).

Absorption par les voies respiratoires. — Il suffit d'approcher des narines d'un lapin un flacon ouvert où se trouvent quelques gouttes d'acide cyanhydrique pour que la vapeur dégagée tue l'animal (Milne-Edwards, V, 202).

Absorption de corpuscules solides. — Oesterlen chercha à constater le passage de corpuscules solides de la cavité digestive jusque dans le chyle et le sang sans lésion apparente. Pour ce, il fit avaler, pendant plusieurs jours consécutifs, à des lapins du charbon en poudre délayé dans l'eau, puis il tua les animaux, et examina au microscope leur sang ; il trouva toujours en plus ou moins grande abondance des corpuscules noirs, surtout dans le sang de la veine porte ; mais pas de charbon dans le canal thoracique. (*Physiol.*, 1843, II, 536).

Mais Donders (cité par Milne-Edwards) ayant examiné le sang de lapins normaux, y trouva des corpuscules analogues à ceux qu'avait vus Œsterlen, et que cet auteur avait identifiés avec le charbon.

La perméabilité de l'intestin aux particules injectées et aux microbes, chez le lapin en particulier, a été l'objet de vives controverses en ces années dernières.

Alors que de nombreux auteurs soutenaient que les microbes de l'intestin étaient susceptibles de passer dans la lymphe et le sang des villosités lors de la digestion intestinale, Opitz en 1898 (*Ztsch. f. Hygiene*) s'élevait contre une telle assertion.

Enfin une commission fut nommée à la Société de Biologie en 1907 pour trancher le différend existant entre Calmette et ses élèves d'une part, Basset et Carré de l'autre. Ces derniers affirmaient que la muqueuse normale de l'intestin oppose une barrière infranchissable aux particules solides et aux microbes, Calmette soutenait la thèse opposée ; les expériences de la Commission furent pratiquées chez le cobaye et aboutirent à une demande de nouvelles investigations.

Absorption des gaz. — Quand on injecte de l'air dans la plèvre d'un lapin, la diminution du gaz est de 15 cc. par jour, au début, puis elle se ralentit. L'oxygène s'élimine activement ; l'azote lentement. CO^2 s'échappe très rapidement. Dans une expérience où 120 cc. avaient été injectés, il ne restait que 17 cc. après 6 minutes ; l'hydrogène s'élimine aussi très vite. La diffusibilité, la solubilité et la pression relative des gaz sont la cause de la rapidité plus ou moins grande des échanges (Potain). Cl. Bernard avait déjà observé qu'après 4 jours le volume d'hydrogène injecté sous la peau d'un lapin avait été remplacé par un volume presque égal d'azote (*Leçons de Physiol. opér.*, 1875, 364).

Communication de la cavité péritonéale avec les plèvres. — Si l'on excite le centre tendineux du diaphragme chez le lapin et qu'on verse une goutte de lait sur la face péritonéale, on voit au microscope que les globules pénètrent dans les lymphatiques sous-pleuraux, à travers les fentes intertendineuses du muscle (Recklinghausen).

IV. — SANG.

Quantité. — Herbst (Milne-Edwards, *Anat. Comp.*) a calculé que le sang qui s'écoule du corps du lapin représente 1/24 du poids du corps.

D'après VALENTIN (1837) le poids total du sang représente 1/6 du poids du corps, et, d'après HEIDENHAIN (*Arch. f. phys. Heilk.* I), 1/15 à 1/20. Pour VIERORDT le poids du sang serait de 1/13 du poids du corps et en une minute la quantité de sang reçue par 1 kilog. de partie vivante serait de 592 grammes.

COLLARD DE MARTIGNY a étudié l'influence de l'abstinence (1828) sur la quantité de sang en saignant de même manière les animaux de même portée, les uns dans les conditions ordinaires de l'alimentation, les autres plus ou moins longtemps après qu'ils eussent été privés d'aliments. Il a trouvé chez les lapins :

Dans l'état normal, environ 29 ou 31 grammes.

Après 3 jours de jeûne	20 grammes
— 7 —	13 —
— 10 —	7 —

D'après HEIDENHAIN, l'influence du sexe serait la suivante :

Sexe.	Poids du corps.	Quantité de sang		Sang renfermé dans 100 gr. d'animal.	
	gr.	cmc.	gr.	cmc.	gr.
Mâle	669	32,9	34,4	4,91	5,14
	706	39,7	41,5	5,62	5,87
	765	43,3	45,3	5,66	5,88
	786	44,8	46,9	5,70	6,08
	1 068	48,8	51,1	4,57	4,81
Femelle pleine . . .	1 040	66,9	70,0	6,43	6,70

RANKE (1871) donne les chiffres suivants, selon l'état ou le sexe de l'animal :

	Poids du corps, contenu intestinal compris.	Poids du corps sans le contenu.	Quantité de sang p. 100.
	gr.	gr.	
Maigre	1 198	1 023	3,7
Gras	1 672	1 234	6,5
	1 596	1 244	4,4
Mâle	1 664	1 422	3,4
Femelle.	1 719	1 460	3,7
	1 743	1 463	3,0
Moyenne	»	»	5,4

Réaction du sang. — DROUIN a constaté que le sang veineux est moins alcalin que le sang artériel. Il évalue à 153 milligrammes de soude le titre alcalimétrique moyen du sang; pour LANDOIS, il est de 182 milligrammes; 160 pour JOFFRIES; et 165 pour WINTERNITZ. J. GAUTRELET indique comme égale à 160 milligrammes l'alcalinité apparente du sang (*Thèse Sciences*, Paris, 1903). GALEOTTI (1904) a constaté la diminution de l'alcalinité du sang chez le lapin transporté à 2000 m. d'altitude.

Densité. — D'après NASSE (1842) la densité du sang est de 1 042,5.

D'après GSCHLEIDEN elle est de 1 046-1 052.

Composition. — D'après PRÉVOST et DUMAS (*Examen du sang et de son action dans les divers phénomènes de la vie. Ann. Phys. et Chimie*, XXIII, 64, 1823), les proportions d'eau, de globules et fibrine, d'albumine et sérum, chez le lapin sont :

Eau.	Caillot.	Albumine et sels.
838	94	68

NASSE (1842) a trouvé que, pour 1 000 parties de sang, il y avait 821 p. d'eau.

POGGIALE (*Recherches physiques sur le sang*, 1847) a calculé que les globules constituent les 91 millièmes du poids du sang.

D'après ce même auteur, le sang du lapin subit les variations suivantes selon l'âge :

Dans le lapin adulte, il a trouvé : globules 91,5; eau 831; chez un lapin âgé de 3 heures, globules 90, eau 842, et, chez un lapin de 24 heures; globules 91,2; eau 839.

La composition chimique du sang chez le lapin serait :
d'après Poggiale :

	Eau.	Globules.	Fibrine.	Albumine.	Graisse.	Sels.
	831	91	3,2	63	2,3	8
et, d'après Nasse :	817	174			1,9	7

Nasse (1843) a fait l'analyse des éléments minéraux du sang du lapin, et a trouvé p. 100 parties :

Phosphates alcalins.	Sulfates alcalins.	Carbonates alcalins.	NaCl.
0,637	0,202	0,970	4,092

Les analyses de Poggiale (*loc. cit.*) ont donné des chiffres un peu différents, ce qui semble indiquer des variations individuelles.

Chlorure de potassium.	Chlorure de calcium.	Phosphate de chaux.	Sulfate de soude.	Carbonates alcalins.	Phosphate de chaux.	Oxyde de fer.	Carb. et sulf. de chaux.
4,60	0,27	0,82	0,59	0,42	0,52	0,92	0,30

1000 p. en poids de sérum de lapin renferment d'après Abderhalden :

Eau	925,60
Substances fixes	74,40
Albumine	53,57
Sucre	1,65
Cholestérine	0,547
Lécithines	1,760
Graisses	1,193
Acides gras	1,809
Phosphore à l'état de nucléine	0,025
Soude	4,442
Potasse	0,259
Oxyde de fer	»
Chaux	0,116
Magnésie	0,046
Chlore	4,883
Acide phosphorique	0,242
Phosphore non organique	0,064

Composition générale du sang moyen. — Tel qu'on l'obtient à l'aide d'une saignée copieuse (mélange de sangs artériels et veineux).

1000 p. de sang renferment (en poids d'après Abderhalden) :

Eau	816,92
Substances fixes	183,08
Hémoglobine	123,05
Albumine	25,02
Sucre	1,026
Cholestérine	0,611
Lécithine	2,827
Graisses	0,734
Acides gras	0,507
Phosphore à l'état de nucléine	0,055
Soude	2,785
Potasse	2,108
Oxyde de fer	0,615
Chaux	0,072
Magnésie	0,057
Chlore	2,898
Acide phosphorique	1,986
Phosphore inorganique	0,685

D'après Bunge, on trouve dans 100 parties de cendres :

	Lapin de 14 jours.	Lait de lapin.	Sang de lapin.	Sérum de lapin.
K.	10,8	10,1	23,8	3,2
Na.	6	7,9	31,4	14,7
Ca	35	35,7	0,8	1,4
Mg	2.2	2,2	0,6	0,6
FeO	0,23	0,08	6,9	0
P^2O^5	4,9	39,9	1,1	3
Cl	4,9	5,4	32,7	47,8

Dans le sérum de lapin, les substances extractives dosées ont été :

	P. 100.
Urée	0,043 (Gréhant)
Glycérine	0,004

Battelli (*Journ. de Phys. et de path. gén.*, 1905) a mis en évidence dans le sérum sanguin de lapin la présence de vaso-constrictines.

Le tableau ci-dessous rend compte des moyennes des pouvoirs vaso-constricteurs (VC) et hémolytiques (VH) du sérum de lapin sur des animaux d'espèces différentes.

	Sérum du bœuf		Sérum du mouton		Sérum du chien		Sérum du cheval	
	VC.	VH.	VC.	VH.	VC.	VH.	VC.	VH.
Lapin	67	0,082	13	0,042	38	0,113	0	0

Le pouvoir vaso-constricteur est exprimé en unités de vaso-constriction ; le pouvoir hémolytique, par la quantité d'hémoglobine dissoute en faisant agir à 40°, 1 cc. de sérum sur 1 cc. de globules rouges.

Sucre. — Teneur en sucre du sang de lapin, d'après Otto (*Arch. für Physiol.*, 1885).

	Sang carotidien. P. 100.	Sang de la veine jugulaire. P. 100.
Lapin mâle	0,098	0,091
	0,089	0,082
	0,106	0,090
	0,091	0,080
	0,098	0,083
Lapin femelle	0,107	0,091
	0,097	0,089
	0,088	0,083
	0,102	0,090
	0,103	0,195

Éléments figurés du sang. — Les hématies sont discoïdes ; d'après les auteurs, leur diamètre varie de 0^{mm},0063-0^{mm},0069 et l'épaisseur est de 0^{mm},0017 (Kölliker, Welcker) ; leur nombre serait de 2 760 000-6 030 000 p. mmc., soit en moyenne 3 700 000 (Welcker).

Chez le nouveau-né, les déterminations du nombre ont été faites par Cohnstein et Zuntz (1884). Sur 4 fœtus de lapins, ces auteurs ont obtenu :

	Cordon lié aussitôt.	Après 5 min.	Sacrifié après 1 h. 1/2.	Sacrifié apr. 3 h. 25.
Nombre d'hématies par mmc.	3 200 000	3 500 000	5 228 000	5 295 000
Nombre de cmc. de sang p. 100 gr. de poids.	6,93	6,60	5,77	5,54
Poids d'hémoglobine p. 100 cmc. de sang.	7,06	7,43	9,03	9,41

Influence des repas. — Dans des expériences sur le rapport numérique, des hématies et leucocytes avant et après le repas, Donders et Moleschott (1848) ont trouvé que la proportion des leucocytes augmente beaucoup pendant la digestion. Pendant

l'abstinence, les globules blancs diminuent. J. Courmont et Lesieurs évaluent à 8 500-10 900 le nombre des leucocytes par millimètre cube chez le lapin adulte.

Influence de l'altitude. — Viault (*C. R.* 1892, p. 1 563) numéra les globules rouges du lapin à Bordeaux et au Pic du Midi (2 877 m.); sous l'influence de l'altitude il conclut à leur augmentation; de 4 520 000, ils passèrent à 6 440 000. L'*hyperglobulie des altitudes* chez le lapin fut vérifiée par Mercier (*Arch. Phys.*, 1894, 768) et Causierne (*Th. Paris*, 1902).

Muntz examine comparativement les lapins de plaine et les lapins vivant depuis 7 ans au Pic du Midi (*C. R.* 1891 p. 299).

	Densité.	Matières fixes. p. 100.	Fer métall. p. 100 de sang.	O absolu p. 100 de sang. cc.
Lapins de plaine	1 046,2	15,75	40,3	9,56
Lapins du Pic	1 060,1	21,88	70,2	17,28

Suters et Jaquet (1898) ont expérimenté sur deux séries de lapins examinés à Bâle et à Davos. Ils trouvent :

Augmentation de la masse du sang	14,8	p. 100
Augmentation absolue de l'hémoglobine.	2,3	—

M. et Mme Lapicque, V. Henri, Mayer et Jolly ne trouvèrent aucune hyperglobulie périphérique sur des lapins soumis à des ascensions rapides en ballon.

Armand Delille et Mayer, Foa, Guillemard et Moog ne constatèrent pas davantage une augmentation des hématies chez des lapins transportés en montagne.

L'impression qui se dégage de ces recherches, c'est que, sous l'influence de l'altitude, il s'agit plutôt d'une variation de répartition des globules de la périphérie et du centre, que d'une véritable augmentation de leur nombre.

Saignée. — Vierordt a étudié l'influence de la saignée sur la composition du sang du lapin (*Beiträge zur Physiologie des Blutes*) (1854). Il a comparé le sang provenant de deux saignées pratiquées à 10 ou 12 heures d'intervalle. Il a trouvé ainsi que la diminution dans la quantité relative des globules augmente avec l'abondance de la saignée, résultats qui s'accordent avec ceux qu'on avait obtenus précédemment. Les nombres suivants montrent combien les différences produites de la sorte peuvent être considérables. Dans la première colonne se trouve l'indication de la quantité de sang perdu par les lapins, évaluée en fractions du poids total du corps de l'animal; dans la seconde, le nombre des globules hématiques contenus dans un volume constant du liquide examiné.

1/446	102
1/425	98
1/113	96
1/110	84
1/85	68
1/55	69
1/43	52

Dans une de ses expériences faites sur un jeune lapin, la mort est arrivée quand le nombre des globules était descendu à 68 p. 100. Mais dans d'autres cas, chez un adulte, la soustraction du sang n'est devenue fatale qu'après un appauvrissement plus considérable : le nombre relatif des globules est tombé à 52 p. 100 du nombre normal.

Gaz du sang. — 4 analyses de Walter donnent les chiffres suivants pour les gaz du sang artériel du lapin.

	Oxygène.	Acide carbonique.	Azote.
Moyenne	13,2	34,0	2,1
Maximum.	14,6	36,5	2,3
Minimum.	10,7	31,3	1,7

Les volumes gazeux se rapportent à 100 volumes de sang et sont ramenés à 0° et à 760 millimètres de pression.

Oxyde de carbone. — Dans deux expériences de Saint-Martin sur des lapins où la mort fut obtenue en quelques heures avec 3 et 7 cc. de CO par litre d'air, le sang ne contenait lors de la mort que le tiers ou le quart de sa matière colorante à l'état d'hémoglobine oxycarbonée.

La cause de la mort fut donc une action prolongée d'un sang vicié sur les centres nerveux.

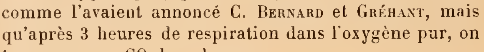
Les destinées de l'oxyde de carbone dans l'organisme de l'animal vivant ont préoccupé L. de Saint-Martin. Chez des lapins soumis à l'intoxication oxycarbonée dans un appareil de Regnault et Reiset, il a constaté que le volume de gaz détruit par heure était de $1^{cc},1$ à $1^{cc},62$. Ce volume a été d'autant plus fort que le sang contenait une plus forte proportion d'oxyhémoglobine. Le même auteur a constaté d'autre part, en introduisant dans le sang de plusieurs lapins des quantités rigoureusement connues de CO, puis en les faisant respirer dans de l'oxygène pur, que le toxique s'élimine en nature  comme l'avaient annoncé C. Bernard et Gréhant, mais qu'après 3 heures de respiration dans l'oxygène pur, on trouve encore CO dans le sang.



Fig. 4. — Cristaux d'oxyhémoglobine du lapin obtenus en ajoutant de la bile à du sang défibriné contenant 13 p. 100 de matière colorante. Formes en aiguilles, réglettes, tables rhombiques, d'après Hénocque.

Hémoglobine. — D'après Subbotin, la quantité moyenne d'hémoglobine est de 7-9 p. 100. Otto, à l'aide du spectrophotomètre de Hüfner, a trouvé $10^{gr},53$ d'hémoglobine p. 100. L'inanition augmente le taux de l'hémoglobine; le sang d'un lapin soumis à un régime herbacé contient $8^{gr},85$ p. 100 d'hémoglobine, et, après 15 jours d'inanition, le chiffre s'élève à 9,50 p. 100.

L'oxyhémoglobine du lapin cristallise assez difficilement sous forme de rectangles ou de rhombes allongés. Elle est très soluble dans l'eau froide (Preyer).

SYSTÈME LYMPHATIQUE. — LYMPHE.

A l'insertion du mésentère sur l'intestin se trouve une masse conglomérée de ganglions mésentériques, le *Pancréas d'Aselli*. La quantité de lymphe s'écoulant du canal thoracique est à la minute de $0^{gr},0044$-$0^{gr},0055$. Dans les ganglions on trouve en abondance des fibres musculaires lisses.

Ranvier a mis en évidence chez le lapin la rapidité de l'écoulement de la lymphe. On injecte dans l'épaisseur du derme de la face interne de l'oreille, à $0^{m},02$ de son extrémité, un peu de bleu de Prusse dissous dans l'eau; il suffit d'une légère pression pour remplir avec ce liquide d'abord une partie du réseau capillaire lymphatique, et ensuite un des petits troncs lymphatiques qui accompagnent l'artère auriculaire. Au bout de deux à trois minutes la coloration bleue des troncules a disparu par suite de l'écoulement de la lymphe. Si l'on sacrifie l'animal, le bleu contenu dans le lymphatique injecté se trouve dans l'intérieur du ganglion de la base de l'oreille au sein de la parotide.

V. — CŒUR ET CIRCULATION.

Cœur. — D'après Parchappe, si l'on représente par 1 000 le poids du corps, le poids du cœur de lapin sera représenté par 33. En comprenant l'origine des gros vaisseaux, le cœur pèse $4^{gr},5$.

Le cœur se trouve situé derrière le sternum et les cartilages des premières et deuxièmes côtes des deux côtés; il s'étend du bord inférieur de la première au bord inférieur de la deuxième. La pointe, à gauche du sternum, bat dans le 3e espace intercostal gauche.

Cardiographie. — Marey a constaté que le cœur du lapin, extrait du corps, et conti-

nuant à battre spontanément, mais à vide, fournit de vrais tracés de secousse musculaire, en forme de colline à sommet unique (*La circulation du sang*, 1881). Si le tracé cardiographique recueilli sur le cœur en place, montre d'ordinaire une courbe trapézoïde à plateau ondulé, cela provient, d'après Marey, de la présence du sang à l'intérieur des ventricules et des réactions hydrauliques exercées par la colonne liquide aortique sur le contenu du ventricule.

Fredericq a dit que le tracé myographique de la systole ventriculaire présente encore la forme trapézoïde, si on prend le tracé du cœur *in situ* rendu exsangue par section brusque des gros vaisseaux artériels (aorte et artère pulmonaire), ou par ligature des veines caves et azygos. Cette même forme se rencontre également sur les cardiagrammes fournis par le cœur de lapin extrait du corps et maintenu vivant par une circulation artificielle de sang ou de liquide de Locke, suivant le procédé de Langendorff.

Pour Fredericq (*Arch. int. phys.* 1906, 386), alors que, dans les muscles du squelette, la phase de relâchement fait immédiatement suite à la phase de raccourcissement, pour le muscle cardiaque le raccourcissement du début est suivi d'une phase de contracture, maintenant le cœur dans un état de raccourcissement oscillatoire, se traduisant par l'inscription d'un plateau ondulé, auquel succède ensuite un relâchement plus ou moins brusque.

Cette contraction avec contracture de la systole ventriculaire, chez le lapin en particulier, rappelle à Fredericq la secousse des muscles du squelette, lorsqu'ils sont empoisonnés par la vératrine, tandis que la contraction brève de l'oreillette rappelle la secousse ordinaire des muscles.

Signification physiologique du faisceau de His. — D'après Pankul (*VIIe Congrès Int. de Physiol. de Heidelberg*) la ligature de la partie centrale du faisceau de His, chez le lapin, ne trouble pas la coordination des pulsations des oreillettes et ventricules. L'incoordination se produit quand la ligature porte sur les tissus voisins. L'excitation passe donc, d'après cet auteur, des oreillettes aux ventricules par les éléments nerveux qui accompagnent le faisceau de His. Comme Kronecker et Spalitta, Pankul a vu l'allorythmie se produire après une ligature faite au voisinage des veines caves.

Le cœur de lapin a 150 pulsations environ à la minute.

Langendorff (*A. g. P.*, LXV, LXVI) a étudié l'influence des variations de température sur le cœur du lapin; celui-ci subit quant à la force, et surtout quant à la fréquence des modifications tout à fait comparables à celles du cœur des grenouilles, étudiées par Cyon.

Wagner a vu le cœur de lapin s'arrêter à la suite d'une frayeur, pour une seconde environ; d'après Gley, il est moins sensible que le cœur du chien à l'excitant électrique.

Volkmann évalue à 90 mm., Blake à 108 mm., la pression résultant de la systole ventriculaire du lapin.

La ligature des coronaires provoque des contractions fibrillaires et l'arrêt immédiat des battements du cœur; mais le cœur, contrairement à ce qui se passe chez le chien, peut recommencer à battre si la ligature est enlevée.

Le cœur de lapin préparé pour la circulation coronaire et complètement arrêté, n'est pas mis en mouvement par l'eau de mer. Celle-ci exerce une action inhibitrice sur l'organe.

Au contraire, irrigué par le liquide de Locke, le cœur donne un tracé d'une régularité absolue comme fréquence et amplitude des systoles (Hédon et Fleig, *Arch. int. Phys.*, 1905, 110).

Mais, si l'on substitue au liquide de Locke le sérum de lapin, saturé d'oxygène et dilué de liquide de Locke, l'amplitude ne tarde pas à diminuer et le rythme devient irrégulier.

Le sérum exerce donc une action toxique. Cette action toxique est encore plus manifeste avec le sérum d'un autre animal.

Ganglions. — De nombreux rameaux formés presque uniquement de fibres pâles et de quelques rares tubes à myéline, partant du plexus cardiaque, situé en avant de la trachée, forment autour de la base des veines pulmonaires un plexus à mailles serrées et fort compliqué. Ce plexus est situé entre les fibres musculaires des oreil-

lettes; il se continue par des mailles lâches sur toute la surface des oreillettes et des auricules.

Sur ces branches, surtout au voisinage des veines pulmonaires, on aperçoit de nombreux ganglions nerveux; les cellules qui les forment sont de deux sortes; les unes n'ont qu'un noyau, les autres (offrant les caractères des cellules sympathiques du lapin) ont deux noyaux.

Des branches nombreuses partant du plexus pulmonaire contribuent à former les plexus coronaires droit et gauche; l'ensemble pourrait être désigné sous le nom de plexus cardiaque à la partie supérieure de ce plexus, à la base du ventricule, on trouve d'autres ganglions formés de quelques cellules, à un seul noyau.

Nerf dépresseur. — Cyon et Ludwig ont ainsi décrit la position et la marche du nerf de Cyon chez le lapin : « Le dépresseur commence par deux racines dont l'une part du pneumogastrique, l'autre du nerf laryngé supérieur. Souvent le nerf ne possède qu'une racine; dans ce cas elle émane du laryngé. Devenu indépendant le dépresseur se dirige vers l'artère carotide et se plaçant près du nerf sympathique du cou, il suit le même parcours que lui, mais en reste séparé presque jusqu'à l'entrée dans la cavité thoracique. »

Avant d'entrer dans la cavité thoracique, le dépresseur forme anastomose avec le ganglion cervical inférieur, dont les deux branches intérieures constituent sa continuation; ces deux branches se rendent au cœur entre l'aorte et l'artère pulmonaire. Il arrive parfois que du côté gauche un petit filet nerveux se détache du ganglion cervical inférieur et se rend au dépresseur; à l'endroit où il rencontre ce demi-nerf, on trouve un petit ganglion.

Stilling, en 1867, a confirmé les données anatomiques et physiologiques de Cyon. En 1898 ce dernier (*Beiträge zur Phys. der Schilddrüse und des Herzens. Bonn*, 1898), a décrit plusieurs nouvelles variétés de la marche du dépresseur chez le lapin; une entre autres, rare, consistait en une anastomose longue de plusieurs centimètres qui, vers le milieu du cou, se détachait du pneumogastrique et se rendait au sympathique. Parmi d'autres variétés signalées, il en faut noter une, mentionnée déjà par Rœver : du côté gauche, on trouve deux dépresseurs montant le long du sympathique, tout à fait indépendants, ou séparés seulement depuis le milieu du cou, l'un d'eux se rendant au nerf laryngé supérieur, l'autre au vague ou au sympathique. Deux variétés méritent encore d'être signalées : du côté gauche, on trouvait en dehors d'un dépresseur se rendant directement au laryngé supérieur, un autre pouvant facilement être isolé dans la gaine même du pneumogastrique sur une longueur de deux centimètres; plus haut, à la hauteur du laryngé supérieur, cette branche se détachait de nouveau du pneumogastrique pour se rendre au ganglion cervical supérieur. C'est elle qui forme ce que Cyon appelle la troisième racine du dépresseur. Du côté droit, chez le même lapin, le dépresseur recevait deux racines du laryngé supérieur et une troisième du sympathique. Cette dernière quittait bientôt le dépresseur et se perdait à la glande thyroïde.

D'autres fois on voit les filets nerveux émaner du petit plexus que, vers le milieu du cou, le dépresseur forme avec le sympathique.

Mais en général la marche du nerf dépresseur est très régulière chez le lapin. C'est pourquoi cet animal se prête mieux que tout autre aux expériences physiologiques sur ce nerf.

Relativement au mode de terminaison du dépresseur dans le cœur, peu de données.

Smirnow (*Anat. Anz.*, x, 1895) a observé certains filets nerveux dont se détachent des fibres ayant des terminaisons toutes particulières, analogues à celles que Golgi a signalées dans les tendons des muscles ordinaires. Elles affectent la forme d'arbrisseaux terminaux et se trouvent de préférence dans le tissu conjonctif de l'endocarde des oreillettes sortant dans le septum; on les rencontre aussi, en moins grand nombre, dans l'endocarde de la partie supérieure des ventricules. Quelques expériences sur la dégénérescence consécutive à la section du pneumogastrique et du dépresseur chez les lapins ont permis à Smirnow de conclure que ces arbrisseaux sont les terminaisons de ce dernier nerf.

Action du dépresseur. — L'excitation électrique du bout périphérique du dépresseur

est sans effet sur la pression sanguine et sur le nombre des battements du cœur. Mais celle de son bout central provoque immédiatement un notable abaissement de la pression et un ralentissement des battements. Tel est le fait établi par Cyon et Ludwig. L'abaissement de la pression atteignait le tiers et même la moitié de la pression normale. Il se maintenait pendant la durée de l'excitation électrique à cette valeur normale. Ce n'est qu'au moment où l'excitation cesse que la pression s'élève et revient à la normale. Il n'en est pas ainsi du ralentissement des battements du cœur. Il atteint vite son maximum, bien avant que la pression ne soit arrivée à son niveau le plus bas, et, au lieu de se maintenir, il commence à diminuer, faisant place à un retour des pulsations à leur nombre normal, et parfois à une légère accélération.

Le nerf dépresseur exerce donc une double action, l'une sur les centres vasomoteurs, l'autre sur les centres des nerfs pneumogastriques. La section de ces derniers suffit le plus souvent pour que l'excitation du dépresseur reste sans effet sur le nombre des pulsations.

Quant à l'abaissement de pression, il est dû surtout à la dilatation des vaisseaux abdominaux. Cyon et Ludwig ont découvert le rôle prédominant que les nerfs splanchniques jouent dans la circulation générale par la grande quantité de nerfs vaso-constricteurs qu'ils renferment.

La section d'un nerf splanchnique abaisse de 30 à 50 millimètres la pression sanguine dans la carotide.

Cyon et Ludwig ont établi, sur le lapin, que l'excitation du dépresseur succédant à une section préalable des deux splanchniques n'exerçait qu'un effet restreint sur la pression sanguine ; on n'obtient alors qu'une baisse de 10 à 12 mm., soit un dixième environ de la valeur normale obtenue.

On conclut donc également de l'expérience, que, si l'action du dépresseur est surtout puissante sur le système vasculaire de l'abdomen, elle s'étend également aux autres artères du corps.

Le dépresseur est donc un nerf inhibiteur par voie réflexe.

Découverte du nerf dépresseur. — La carotide étant soulevée, on voit, au-dessous, deux branches nerveuses, minces, placées l'une à côté de l'autre et internes au vague. Celui des deux nerfs qui est le plus interne et le plus mince est le dépresseur.

Il suffit alors, au moyen d'une petite aiguille mousse, de déchirer le tissu cellulaire lâche qui unit ces deux nerfs pour séparer complètement le dépresseur du sympathique.

Nerf modérateur. — Le nerf pneumogastrique est le nerf modérateur du cœur, il est indépendant, sur toute la longueur du cou, du cordon sympathique cervical. Arloing et Tripier (*Arch. Phys.*, IV, 71), ayant sectionné le pneumogastrique gauche à la partie moyenne du cœur et excité le bout périphérique, constatèrent l'arrêt du cœur, puis la reprise des battements.

Morat donne dans son *Traité de physiologie* un tracé traduisant l'effet consécutif à l'excitation du vague *droit* (plus excitable) en masse ; baisse, puis élévation de la pression artérielle.

L'excitation du vague ne produit pas son effet immédiatement sur le cœur ; la durée de la période latente, chez le lapin, d'après Donders, est de 0,167 secondes, alors que la durée de contraction du cœur est 0,205 secondes.

A noter que chez le lapin l'atropine n'accélère guère le cœur : d'ailleurs la section des vagues n'a pas une action nette.

Nerfs accélérateurs. — Après son parcours à côté du dépresseur, le nerf sympathique du cœur aboutit chez le lapin au ganglion cervical inférieur. La forme et les embranchements de ce ganglion ne sont pas exactement les mêmes de chaque côté. Du côté droit, il est d'ordinaire moins développé que du côté gauche. L'inverse a lieu pour les premiers ganglions thoraciques supérieurs, bien plus développés du côté gauche que du côté droit. Les mêmes rapports entre les dimensions de ces ganglions s'observent également chez le chien et le cheval.

Parmi les branches qui se détachent du ganglion cervical inférieur, plusieurs ont un parcours irrégulier. Les autres varient assez notablement chez les différents individus,

ce qui doit tenir à la diversité des races. Au premier rang des branches constantes, il faut mettre les deux nerfs qui forment l'anse de VIEUSSENS entourant l'artère sous-claviculaire. A gauche, cette anse se compose de deux branches bien nettes, qui se rejoignent au-dessous de l'artère ou un peu plus bas, en aboutissant au ganglion thoracique supérieur. A droite les deux branches forment souvent un véritable anneau sans lien avec ce dernier ganglion. Quant aux branches, dont le nombre et la marche présentent quelques variations, les unes se rendent au cœur, les autres communiquent avec le plexus cervical. Une branche forme d'ordinaire une anastomose avec le laryngé inférieur. Souvent même un nerf cardiaque se détache de ce dernier nerf, aussitôt qu'il s'est séparé du pneumogastrique et avant qu'il contourne la trachée. Parmi les branches dont nous venons de parler, les deux premières, en comptant le dedans et le dehors, forment le prolongement du nerf dépresseur. La troisième est le nerf accélérateur. Ce dernier se forme souvent après une anastomose avec le nerf laryngé inférieur. Un autre nerf accélérateur se détache du ganglion thoracique supérieur. (CYON. *Les nerfs du cœur*, 1905, 57.)

Préparation des accélérateurs. — L'animal est anesthésié et fixé sur le dos. On sectionne la peau obliquement de haut en bas et de dehors en dedans, dans le triangle sus-claviculaire. Cette section doit commencer au tiers inférieur de la région cervicale et atteindre le bord supérieur du sternum. On met à nu ainsi la partie inférieure du sterno-mastoïdien, la carotide et les nerfs qui l'accompagnent et la jugulaire externe. On isole la partie inférieure du sterno-mastoïdien jusqu'à son insertion sternale. Le muscle est sectionné, et relevé, d'où mise à découvert de la région cervicale inférieure. On lie et sectionne la petite veine située près du sternum, et qui unit les jugulaires. On passe un fil au-dessous de la jugulaire externe du côté que l'on veut opérer, de façon à la rejeter en dehors; on porte de même en dedans la carotide primitive, et on recherche les nerfs cardiaques. On passe un fil au-dessous du sympathique, on l'isole du dépresseur et on cherche sa jonction avec le ganglion cervical inférieur; on le poursuit avec précaution en bas. On trouve le ganglion à droite dans l'angle formé par la sous-clavière et la carotide et à gauche entre ces deux artères et tout près du gonflement du canal thoracique. On isole le ganglion et on arrive à la manipulation suivante pour la recherche des nerfs cardiaques. Ce moyen consiste à passer à travers le manche du sternum un crochet à poids, disposé de façon à pouvoir opérer la traction, ce qui permet de soulever autant que possible le sternum et la paroi thoracique intérieure. Il devient ainsi possible d'opérer profondément sans ouvrir le thorax. Les artères sous-clavière, vertébrale et cervicale profonde deviennent accessibles, on enlève le tissu cellulaire adipeux qui les environne jusqu'à la crosse de l'aorte. On prépare alors les nerfs. Au moyen d'un fil on soulève le ganglion cervival inférieur de façon à mettre à nu les branches qui en viennent en commençant par celles qui sont au-dessous de la sous-clavière. Comme les nerfs accélérateurs sont placés entre le prolongement du dépresseur et le vague, on peut se laisser guider par ces nerfs soulevés par des fils. La branche accélératrice, qui se rend au cœur, est placée immédiatement sur la sous-clavière, sur le côté interne de la branche supérieure de l'anneau de VIEUSSENS. On peut lier cette branche accélératrice et l'exciter immédiatement à sa sortie du ganglion cervical inférieur. (LIVON.)

Vaisseaux. — Artères. — Les différences les plus accusées dans la comparaison avec l'homme sont les suivantes.

La carotide gauche prend naissance sur le tronc innominé. La thyroïdienne supérieure prend naissance sur la carotide primitive qui est très longue. La maxillaire interne se rend à travers le trou sphénoïdal jusqu'à la racine de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde. L'artère lacrymale inférieure procède d'une artère ophtalmique inférieure. Pas de communicante antérieure. L'artère humérale se divise un peu au-dessous de l'articulation du coude.

L'artère iléo-colique est développée, ainsi que l'artère appendiculaire. La rénale donne naissance à la XIIe intercostale qui donne la surrénale.

L'artère iléo-lombaire naît de l'iliaque primitive. L'artère crurale donne la fémorale profonde tout à fait en haut de la cuisse de même qu'une artère circonflexe abdominale; la crurale à la cuisse donne une grande saphène qui, près de l'articulation du pied, tient

lieu d'artère tibiale postérieure. A la plante du pied est une arcade plantaire profonde donnant des rameaux pour les orteils.

Des anastomoses directes des petites artères dans les veines ont été décrites à la partie externe de l'oreille, au museau, au pénis, et aux dernières phalanges des doigts.

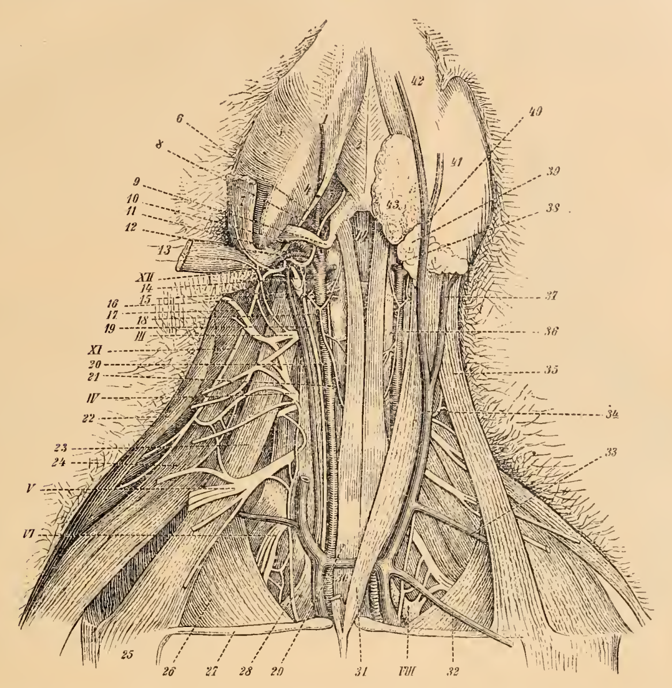


Fig. 5. — Région antérieure du cou, d'après Schneider.

1, artère maxillaire externe ; 2, muscle mylohyoïdien ; 3, muscle masséter ; 4, muscle ptérygoïdien interne ; 5, muscle styloglosse ; 6, tendon du muscle mandibulé ; 7, extrémité supérieure du muscle sternomastoïdien ; 8, artère linguale ; 9, grande corne de l'os hyoïde ; 10, artère carotide externe ; 11, artère occipitale ; 12, artère carotide interne ; 13, extrémité supérieure du muscle cléidomastoïdien ; VII, nerf hypoglosse ; 14, plexus ganglionnaire du nerf vague ; 15, veine jugulaire interne ; 16, muscle laryngé supérieur ; 17, nerf grand auriculaire ; 18, nerf sympathique ; 19, nerf vague ; III, IIIe paire cervicale ; XI, nerf accessoire ; 20, artère carotide commune ; 21, artère thyroïdienne supérieure ; IV, 4e paire cervicale ; 22, muscle cucullaire ; 23, muscle basio-huméral droit ; 24, grand muscle élévateur de l'épaule ; V, 5° paire cervicale ; VI, 6e paire cervicale ; 25, muscle deltoïdien ; 26, muscle petit pectoral ; 27, clavicule ; 28, muscle phrénique ; 29, muscle sterno-hyoïdien ; 30, veine jugulaire transverse ; 31, muscle sternomastoïdien ; VIII, 8e paire cervicale ; 32, veine sous-cutanée de l'extrémité supérieure ; 32, veine transverse de l'épaule ; 34, veine jugulaire externe ; 35, muscle basio-huméral gauche ; 36, racine descendante du nerf hypoglosse ; 37, veine faciale postérieure ; 38, artère laryngée supérieure ; 39, glande parotide ; 40, veine faciale antérieure ; 41, veine maxillaire externe ; 42, veine submentale ; 43, glande sous-maxillaire ; 44, membrane hyo-thyroïdienne.

Mieux qu'une description, le dessin ci-joint, emprunté à Krause, indique les rapports des vaisseaux du cou.

Veines. — Chez le lapin les deux troncs veineux brachio-céphaliques ne se réunissent pas en une veine cave supérieure unique ; ils vont s'aboucher séparément dans l'oreillette droite, ce qui fait que l'on rencontre deux veines caves supérieures. La veine cave inférieure se continue presque en ligne droite avec la veine cave supérieure droite au point où ces deux veines s'ouvrent dans l'oreillette. (Livon.)

Contrairement à ce qui existe chez l'homme, la jugulaire externe est beaucoup plus

développée que l'interne; c'est toujours sur cette jugulaire externe que l'on agit, elle est superficielle et volumineuse. Elle n'est recouverte que par la peau; le peaucier est une lamelle de tissu cellulo-adipeux. Sa direction générale est suivant une ligne partant de l'angle de la mâchoire pour venir aboutir au milieu de l'espace qui sépare l'articulation de l'épaule du sternum en croisant obliquement le mastoïdo-huméral.

Même mise à nu de la jugulaire que chez le chien.

Une disposition remarquable existe au niveau du maxillaire inférieur. Immédiatement derrière la dernière molaire inférieure se trouve un trou ovale de la mandibule, par lequel communiquent la veine alvéolaire inférieure et la veine orbitaire inférieure. Pendant les contractions du masséter, qui sont fréquentes, la partie de la veine orbitaire inférieure, comprise entre le masséter et le ptérygoïdien interne, sera comprimée, et à ce moment le sang provenant de la partie inférieure de l'orbite devra passer dans la veine alvéolaire à travers le foramen mandibulaire.

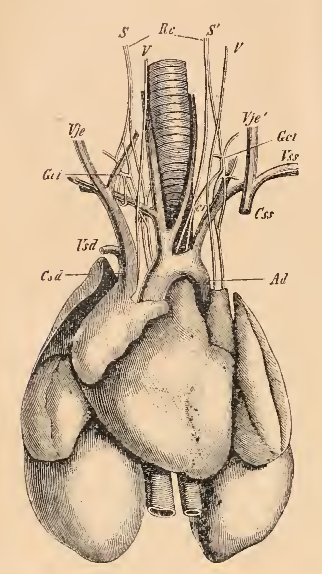


Fig. 6. — Cœur avec le tronc anonyme d'où partent les artères ; *Aa*, carotide droite et gauche et *A*, l'artère sous-clavière droite ; *Ad*, aorte descendante ; *Csd*, veine cave supérieure droite ; *Css*, veine cave supérieure gauche ; *Vsd*, veine sous-clavière gauche ; *Vje*, veine jugulaire externe droite ; *Vje'*, veine jugulaire externe gauche. On voit également le sympathique thoracique.

Rien de particulier pour les veines des membres : pas de veine hémiazygos ; elle est suppléée par l'intercostale supérieure gauche.

Pas de veine iliaque primitive. Dans la veine cave inférieure aboutissent les iliaques externes, les iliaques internes s'y jettent par un tronc commun court : la veine iliaque interne primitive. La grande saphène supplée la tibiale postérieure à la plante du pied.

Injection intra-veineuse. — Autant que possible ces injections doivent être pratiquées sur une veine superficielle que l'on n'aura pas besoin de dénuder et qu'il suffira de piquer avec l'aiguille à travers la peau.

1° Choisir de préférence une veine dorsale de l'oreille et particulièrement la veine marginale externe; ne pas s'adresser aux veines médianes, qui, étant immergées dans un tissu cellulaire lâche, fuient sous l'aiguille;

2° Au niveau de la veine, couper les poils avec les ciseaux courbes et aseptiser la peau. Le lapin est placé sur les genoux de l'opérateur et maintenu, s'il est nécessaire, par un aide;

3° Saisir le bord de l'oreille entre l'index et le pouce de la main gauche de manière à le tendre; placer une pince à pression à la base de l'oreille pour faire saillir la veine; frotter la peau avec un tampon imbibé de solution antiseptique; la veine devient turgescente;

4° Avec l'aiguille maintenue dans une position très oblique, presque parallèle à la direction de la veine, piquer la paroi veineuse en se dirigeant vers la racine de l'oreille;

5° Quand l'aiguille a pénétré dans la veine, enlever la pince (il est bon de replacer cette pince plus haut, sur l'aiguille elle-même, de manière à bien fixer l'aiguille dans le vaisseau), et pousser lentement l'injection.

Si l'aiguille n'avait pas pénétré dans la veine, il se formerait une boule d'œdème dans le tissu cellulaire et il faudrait recommencer plus bas l'opération.

L'injection poussée, retirer l'aiguille; si la piqûre saigne, maintenir la pince pendant quelques minutes sur la petite plaie.

Pouls. — Philips (*Arch. int. Phys.*, 1905, 120) démontre que chez le lapin il se produit des pulsations artérielles avec dicrotisme. Sur les tracés pris avec le sphygmographe à transmission, on le voit nettement.

Pression. — La pression carotidienne est égale à 91 mm. ; la pression dans l'artère crurale, à 86 mm. (Volkmann). La pression du sang dans l'artère pulmonaire varie, suivant Bulner, de 8 mm, 4 à 17 mm, 5 de mercure.

Durée de la circulation. — D'après Hering, la durée de la grande circulation est de 24 secondes.

D'après Vierordt (*Die Erscheinungen und Gezetze der Stromgeschwindigkeiten des Blutes*, 150), le nombre des battements du cœur est environ 210 à la minute ; et la durée de la révolution circulatoire, 7 secondes 46.

Sur un lapin de 2 kilos Stewart a trouvé que la petite circulation durait de 2 à 3 secondes et que de la jugulaire à la jugulaire le temps écoulé était de 5 à 7 secondes.

Volkmann (*Die Hämodynamik*) a cherché les rapports qui existent entre l'allongement et l'élargissement des artères quand ces vaisseaux sont distendus par un afflux de liquide. Il a trouvé sur diverses artères de lapin que l'extension latérale était supérieure de beaucoup à l'allongement.

VI. — RESPIRATION.

Mécanique respiratoire. — **Mouvements du diaphragme.** — Chez le lapin, le diaphragme est pratiquement le seul muscle actif dans les respirations calmes. Aussi s'est-on attaché à enregistrer les mouvements. Diverses méthodes ont été imaginées (Kronecker), et celle qui a donné les meilleurs résultats est celle de Head (*J. of Physiology*, 1889, 1 et 279). Cet auteur a montré que chez le lapin, la partie intérieure du diaphragme insérée au cartilage ensiforme, est disposée de telle sorte qu'elle peut être isolée, suivant deux languettes parallèles, du reste du muscle, sans qu'il en résulte de trouble nerveux ou vasculaire. C'est de ces deux languettes musculaires fonctionnant synchroniquement avec le reste du diaphragme, que l'on enregistre les contractions à l'aide d'un levier fixé à l'extrémité libérée du cartilage. On est ainsi à l'abri des mouvements passifs, secondaires, sous la dépendance de la cage thoracique.

Rouget, qui a fait une étude spéciale du mode de distribution et des connexions des fibres charnues du diaphragme, a constaté que chez le lapin la partie œsophagienne de ce muscle est distincte, et constitue un véritable sphincter.

Chez le lapin il est à noter aussi que les fibres musculaires des piliers se continuent chacune individuellement avec une des fibres de la portion cloisonnaire du diaphragme par l'intermédiaire d'une des fibres aponévrotiques du centre splénique (Rouget. *Le diaphragme considéré chez les mammifères, les oiseaux et les reptiles. Gazette Médicale*, 1851).

Muscle petit dentelé. — Sibson (*Phil. Trans.*, 1846) a constaté que le muscle petit

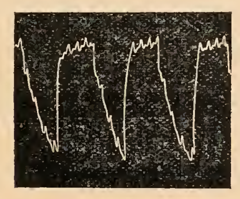


Fig. 7. — Graphique de la respiration par inscription de la pression intrathoracique prise dans le médiastin (chez le lapin).

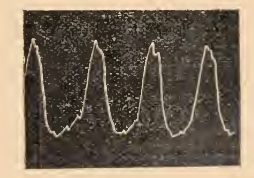


Fig. 8. — Graphique respiratoire, par inscription de la pression intrathoracique prise dans l'œsophage (chez le lapin).

dentelé inférieur est inspirateur, la direction de ses fibres est telle qu'il écarte les côtes de la ligne médiane et élargit le thorax.

Nombre. — 80-120 respirations à la minute. L'inspiration est diaphragmatique ou abdominale, comme chez le cheval ou les jeunes enfants.

Nous reproduisons deux tracés respiratoires de lapin, d'après Morat et Doyon.

La force élastique du poumon de lapin est égale au poids d'une colonne d'eau de 0m30, d'après Carson.

Origine du premier mouvement respiratoire. — Engström a vu, en opérant sur des fœtus de lapin encore contenus dans leurs membranes et protégés contre le froid, que l'interception de la circulation placentaire provoquait la respiration.

Hougardy (*Arch. int. Physiol.*, i, 1904, 25) a reconnu que la soude, le carbonate neutre de soude, l'eau de chaux, injectés dans la veine cervicale de lapin, produisent une apnée manifeste, même après section des vagues. L'auteur se rallie donc à la théorie, défendue par Fredericq surtout, qui considère l'apnée comme due à une diminution de tension de CO^2 du sang.

Échanges respiratoires normaux. — Le tableau ci-dessous reproduit, d'après *Text Book of Physiology*, la valeur des échanges respiratoires normaux du lapin :

Poids du lapin.	Oxygène par kilogr. et par heure.	CO^2 par kilogr. et par heure.	$Q = \frac{CO^2}{O}$	Auteurs.
kgr.	gr.			
2,755	0,987	1,244	0,91	Regnault et Reiset.
2,780	0,867	1,107	0,92	
4,140	0,797	1,039	0,95	
1,433	1,012	1,354	0,97	Pembrey et Gurber.
1,882	0,762	0,943	0,90	
1,931	0,889	1,142	0,94	

Variations. — *Régime.* — Le tableau ci-dessous résume les recherches de Reiset et Regnault (*Ann. de Chimie et de Physique*, xxvi, 1849, 402-510), sur la respiration du lapin.

ALIMENTATION.	RAPPORT de Az à Oxyg. absorbé.	QUOTIENT RESPIRATOIRE.	OXYGÈNE ABSORBÉ en une heure par l'animal.	O. ABSORBÉ PAR KILOGR. en une heure.
			gr.	gr.
Carottes	max. 0,0081	0,950	3,590	1,093
	min. 0,0008	0,849	2,439	0,797
	moy. 0,047	0,919	3,035	0,918
Pain et avoine	0,0033	0,997	3,390	0,893
Inanition	0,0050	0,674	2,518	0,735
	0,0089	0,707	2,731	0,763

Température. — Influence de la température extérieure et de la température du corps.

Laulanié (*B. B.*, 1892, 19) a obtenu les résultats suivants chez le lapin :

ÉTAT.	O ABSORBÉ PAR KILOGR. et par heure.	CO^2 EXHALÉ PAR KILOGR. et par heure.	CHALEUR PRODUITE par kilogr. et par heure.	QUOTIENT
	lit.	lit.	cal.	
Normal	0,613	0,587	4,006	0,957
Tondu et nu	1,173	1,032	6,079	0,879
Tondu et enveloppé dans une couverture	1,045	1,018	5,676	0,974
Tondu et enveloppé dans l'ouate	0,712	0,672	4,727	0,943
Tondu et nu	1,052	0,985	5,587	0,931

Le quotient respiratoire est abaissé par la tonte; l'absorption de l'oxygène étant, surtout au début, plus fortement accrue que l'exhalation de CO^2.

Taille. — Despretz a trouvé qu'un grand lapin produit environ 2 litres de CO^2 par heure (*Ann. chim.*, 1824, xxvi, 55).

Pour Dulong, 1 litre 146 de CO^2 est exhalé en 1 heure par un lapin de 1 990 grammes, $0^l,806$ par un lapin de 990 grammes (*Ac. Sc.*, xviii, 345).

État hygrométrique. — Lehmann (*Lehrb. der physiol. Chemie*, 1853, iii, 503) a calculé que la quantité de CO^2 exhalé correspondant à 1 000 grammes de poids vif était par heure, chez le lapin, à 35°,5, $0^{gr},451$ dans l'air sec, et 0,677 à l'air humide.

Pression atmosphérique. — Legallois (1813) a fait plusieurs expériences sur l'activité de la respiration sous la pression atmosphérique et dans l'air raréfié. Mais il n'indique pas quel était le degré de raréfaction.

En 3 heures un lapin a consommé :

$7^{cc},05$ d'oxygène à pression ordinaire.
$6^{cc},45$ — dans l'air raréfié.

Un second lapin a consommé

$6^{cc},5$ d'oxygène à l'air ordinaire.
$5^{cc},97$ — — raréfié.

La production de CO^2 a été pendant le même temps pour le premier, 6,16 dans l'air ordinaire, 6,56 dans l'air raréfié; pour le second, 5,02 et 4,56.

L'oxygène consommé et l'acide carbonique excrété étaient donc moindres dans l'air raréfié.

Lehmann a vu, par contre, l'exhalation de CO^2 plus abondante avec l'augmentation de pression. En calculant pour 1 000 grammes de poids vif, il a trouvé que la quantité de ce gaz dégagé était :

$5^{gr},921$ à la pression de 739 mm.
$6^{gr},313$ — 805 —

Les tableaux ci-dessous, résultant des expériences de Van Maar (*Skand. Arch. f. Phys.*, xiii, 329, 1904), indiquent la *valeur des échanges gazeux dans chacun des poumons, soit chez un lapin normal, morphiné, soit chez un lapin tué par piqûre du bulbe et respirant artificiellement.*

I. — Lapin normal.

	Poumon.	Air expiré en 10 min.	Oxygène absorbé.	CO^2 exhalé.	$\frac{CO^2}{O^2}$
		cc.	cc.	cc.	
1	droit	1 630	124	86	0,69
	gauche . . .	1 285	81	64	0,79
2	droit	1 718	122	88	0,72
	gauche . . .	1 311	79	64	0,81
3	droit	1 742	127	90	0,71
	gauche . . .	1 330	79	63	0,80

II. — Lapin respirant artificiellement.

	Poumon.	Air expiré en 10 min.	Oxygène absorbé.	CO^2 exhalé.	$\frac{CO^2}{O^2}$
1	droit	1 543	31	42	1,36
	gauche . . .	1 561	51	58	1,13
2	droit	1 604	25	36	1,42
	gauche . . .	1 633	42	49	1,17
3	droit	1 616	26	26	1,38
	gauche . . .	1 657	39	47	1,20

Influence de la pression partielle de l'oxygène sur la répartition des échanges dans les deux poumons.

I. — *Lapin 2 kilogr.; respiration naturelle; durée de chaque expérience, 15 minutes; 2 500 cc. d'air sont inspirés dans les 15 minutes.*

	Poumon.	Oxygène p. 100 de l'air inspiré.	Oxygène absorbé.	CO^2 éliminé.	Respiration totale. O.	Respiration totale. CO^2.
1	droit	21,1	150	119	274	232
	gauche	21,1	124	113		
2	droit	25.6	197	122	292	236
	gauche	21,1	95	113		
3	droit	45,9	172	118	266	225
	gauche	21,1	96	108		
4	droit	51,8	183	115	268	218
	gauche	21,1	83	103		
5	droit	59,5	171	113	251	214
	gauche	21,1	84	101		
6	droit	21,1	134	110	255	216
	gauche	21,1	112	105		

II. — *Lapin 2 kilogr.; expérience de 15 minutes; entre les expériences où l'on abaisse la pression de l'oxygène, l'animal respire 15 minutes à l'air libre.*

	Poumon.	Oxygène p. 100 de l'air inspiré.	Oxygène absorbé.	CO^2 éliminé.	Respiration totale. O.	Respiration totale. CO^2.
1	droit	21	113	112	245	205
	gauche	21	111	93		
2	droit	21	171	118	156	187
	gauche	0,10	15	69		
3	droit	21	154	114	159	181
	gauche	1,93	1	67		
4	droit	21	155	98	150	155
	gauche	1,12	5	57		
5	droit	21	149	94	153	146
	gauche	1,80	4	52		
6	droit	21	134	85	143	155
	gauche	3,84	11	50		
7	droit	21	98	86	192	155
	gauche	21	24	69		

Respiration des tissus. — Stassano (*Arch. di Fisiologia*, III, 112-140) a étudié la respiration des tissus chez les lapins adultes. Il a vu que la respiration du foie est beaucoup plus élevée que celle des muscles.

Pendant quatre heures, par exemple, à 38°, 10 grammes de foie ont donné :

3cc,954 de O^2 absorbé
4cc,483 de CO^2 éliminé

dans les mêmes conditions 10 grammes de muscles ont donné :

$O^2 = 1^{cc},306$
$CO^2 = 0^{cc},880$

Comparaison de la respiration cutanée et de la respiration totale de l'organisme du lapin (Regnault et Reiset).

Poids du lapin	2kil,425
CO^2 excrété en 24 heures par la peau	0gr,833
CO^2 excrété par le poumon et la peau	60 grammes.

Système nerveux respiratoire. — Automatisme respiratoire. — Rosenthal délimite, par une section de la moelle entre la cinquième et la sixième cervicale et par une section de la moelle allongée à la partie inférieure de la protubérance, le tronçon bulbo-médullaire qui contient les parties nerveuses nécessaires à l'entretien de

la respiration. Il coupe les deux pneumogastriques et toutes les racines postérieures des nerfs médullaires; dans ces conditions les mouvements rythmés du diaphragme continuent un certain temps.

Influence des gaz du sang sur la respiration. — Les vaisseaux du cou de deux lapins sont mis à découvert, sectionnés et mis en relation d'un animal à l'autre de manière à réaliser une circulation croisée. Normalement aucun trouble; mais, si l'on produit l'asphyxie chez l'un d'eux, en ouvrant sa poitrine, c'est chez l'autre lapin seulement que l'on constate la dyspnée : la poitrine du premier est ouverte, le poumon est affaissé; mais les mouvements du diaphragme et des côtes sont normaux.

Réflexe respiratoire. — Voies centrifuges. — Il va de soi, étant donnée l'importance du diaphragme dans l'inspiration, que c'est au nerf phrénique surtout qu'est dévolu le rôle de nerf moteur.

Voies centripètes. — *Vague.* — Normalement l'excitation du bout central du vague (pratiquée avec les chocs d'induction) a pour effet d'accélérer le rythme en même temps que de diminuer l'amplitude des respirations.

Avec l'augmentation de la force du courant, l'accélération s'accroît et aboutit au tétanos du diaphragme. C'est l'arrêt du diaphragme en inspiration. Le vague contiendrait d'après cela des fibres sensitives à fonction inspiratrice.

L'arrêt peut se faire également en expiration; cet arrêt est surtout passif.

Au Congrès de Heidelberg, J. Gomez Ocaña a noté cet arrêt en expiration, à la suite de fortes excitations du vague.

Wedenski et Heidenhain ont vu que l'excitation faible et rapide du vague au début de l'inspiration diminue la profondeur des inspirations suivantes; une excitation forte, la profondeur des expirations suivantes.

Quand l'excitation a lieu au début de l'expiration, il se produit une diminution de l'expiration et de l'inspiration suivantes.

Section des deux pneumogastriques. — A la suite de la section des deux vagues les lapins meurent habituellement au bout de 24 heures avec tous les symptômes de la pneumonie; l'arrachement des nerfs des IXe, Xe, XIIe paires d'un seul côté provoque aussi une pneumonie mortelle (Grünhagen).

D'après Nicolaïdès, cependant, les lapins peuvent survivre à la suppression des vagues pulmonaires; le type respiratoire normal se rétablit assez vite après leur section.

Centres. — L'existence d'un centre respiratoire, ou pour mieux dire de deux centres respiratoires symétriquement placés dans le bulbe, résulte d'expériences pratiquées chez le lapin (Langendorff).

Rokitansky a vu que des lapins jeunes, préalablement strychnisés et dont la moelle a été séparée du bulbe, exécutent quelques mouvements respiratoires mêlés aux convulsions strychniques. Langendorff, opérant sur les lapins nouveau-nés, est également arrivé à démontrer l'existence de centres respiratoires secondaires dans la moelle. (Cf. expériences de Wertheimer chez le chien).

Asphyxie. — Legallois a signalé la résistance à l'asphyxie des lapins nouveau-nés et pendant le premier mois de la vie de ces animaux.

Comment se comporte le lapin adulte dont on comprime la trachée?

Les auteurs, Ch. Richet en particulier, ont indiqué que l'animal succombe vers la quatrième minute.

J. Gautrelet et P. Lande (*Revue de médecine légale*, août 1908), comprimant la trachée à l'aide d'une pince à forcipressure, ont vu l'oxyhémoglobine disparaître en moins de 5 minutes du sang artériel aussi bien que du sang veineux; cette réduction de l'oxyhémoglobine peut être obtenue avant la mort de l'animal; dans certaines expériences le sang ne donnait plus qu'une raie à l'hématoscope après 3 minutes de compression de la trachée, et, la pince étant enlevée après 3 minutes 30 secondes, l'animal revenait à la vie.

Dans l'asphyxie par submersion, le sang veineux est réduit complètement en 3 minutes et demie environ; quant au sang artériel, il présente deux raies, plus de 2 heures après la mort.

Enfin, dans la mort par hémorragie, la réduction de l'hémoglobine est très rapide; ce mode d'asphyxie se rapprochant de l'asphyxie par compression de la trachée (Gautrelet et Lande).

Pachon et Chambrelent ont vu sur la lapine (1899) que l'asphyxie, même progressive, est insuffisante pour provoquer des contractions utérines déterminant la parturition.

A l'asphyxie Engstrom attribue le premier mouvement respiratoire. Opérant sur des fœtus de lapins encore contenus dans leurs membranes et protégés contre le froid et contre toute irritation cutanée, il a vu l'interruption de la circulation placentaire provoquer la respiration.

VII. — SÉCRÉTIONS INTERNES.

Glycogénie hépatique. — Cramer donne les chiffres suivants de glycogène dans le foie du lapin.

Poids du foie.	Poids du fragment analysé.	Poids du glycogène.	Glycogène.
gr.	gr.	gr.	p. 100.
80	28	2,5307	0,9038
80	24,5	2,3344	0,9528
80	27,5	2,5954	0,9438

Après la mort la disparition du glycogène hépatique est en corrélation avec l'augmentation inverse du glycose.

Après la mort.	Glycogène.	Glycose.
	p. 100.	p. 100.
5 minutes	8,030	0,781
4 heures.	6,430	1,171
6 —	5,772	1,704
22 —	4,793	1,778

Sérégé, ayant dosé le glycogène dans les lobes droit et gauche du foie de lapin, l'a trouvé en quantités inégales dans chacun d'eux.

Thymus. — Il pèse environ 1 gr.

La plupart des auteurs (Thiroloix, Lucien et Parisot, Ghika) ont observé des troubles dans le développement, et même la mort après des convulsions, chez les jeunes lapins dont ils avaient fait l'ablation du thymus.

Appareil thyro-parathyroïdien. — Chez le lapin, la glande thyroïde est située entre l'angle postérieur et supérieur du cartilage thyroïde, le cartilage cricoïde, les neuf premiers anneaux de la trachée. Elle est étroitement appliquée à la face interne de l'artère carotide et recouverte par le muscle sternothyroïdien. Aux environs du cinquième au neuvième anneau trachéen, une partie intermédiaire très mince s'appliquant contre la face antérieure de la trachée unit les deux lobes l'un à l'autre. La longueur de chacun des lobes est d'environ 17 mm.; sa largeur de 7 mm. Le poids varie entre 70 et 80 milligrammes (Gley). Les glandules externes sont le plus ordinairement placées au-dessous du corps à un demi-centimètre plus bas environ, appliquées sur la carotide, et complètement cachées par le sterno-thyroïdien. Parfois cependant elles sont sur le même niveau que le corps principal, mais en dehors de chacun des lobes, recouvertes par le sterno-thyroïdien et reliées chacune par un tractus conjonctif au lobe du même côté (Gley, Moussu). Exceptionnellement la parathyroïde externe est située sur l'extrémité supéro-externe de la thyroïde. Chaque glandule est pourvue de vaisseaux, la longueur est de 4 à 6 mm.; la largeur de 1 à 1,5 mm.; son poids de 0 g. 004 à 0 g. 006 (Gley); les glandules internes sont incluses dans le lobe thyroïdien correspondant vers le tiers supérieur de la face interne; elles possèdent une capsule propre qui les isole du tissu thyroïdien, sauf en certains points où elles sont en continuité de tissu avec la glande (Kohn, Nicolas). Chaque thyroïde ne paraît avoir qu'une glandule interne distincte.

Teneur en iode des glandes et glandules de lapin.

Poids des glandes fraîches. . .	$0^{gr},19$
Teneur en iode	$0^{mm},034$
Poids des glandules	$0^{gr},012$
Teneur en iode	$0^{mmg},08$

Extirpation. — L'extirpation de la thyroïde fut pratiquée par nombre d'auteurs chez le lapin; SCHIFF, TIZZONI, GLEY, ROUSSEAU en particulier ne notèrent aucun trouble. Par contre, sur les jeunes animaux, HOFMEISTER, MOUSSU, JEANDELIZE observèrent l'arrêt de la taille, l'amaigrissement ou l'empâtement des tissus. JEANDELIZE note aussi l'absence d'augmentation de poids, l'hypothermie, l'arrêt de développement des testicules.

L'adulte résiste mieux, en général, à cette opération. JEANDELIZE cite cependant le cas d'une lapine qui, après avoir mis bas, se cachectisa et succomba. GLEY a insisté sur l'hypertrophie des glandules externes, consécutives à l'ablation de la thyroïde, y compris les parathyroïdes internes.

L'extirpation totale des parathyroïdes chez le lapin ne peut être pratiquée qu'en même temps que celle des lobes thyroïdiens : citons, comme ayant pratiqué cette opération, GLEY, HOFMEISTER, ROUSSEAU, REYNIER et PAULESCO, MOUSSU, etc.

GLEY a opéré 55 lapins dont 13 seulement ont survécu; les autres ont eu des phénomènes convulsifs.

ROUSSEAU a opéré 41 animaux, dont 27 ont succombé dans les 3 premiers jours, 4 seulement survivaient après 18 mois; les accidents aigus ont consisté en tremblements, rigidité de la nuque, convulsions et paralysie. Il a noté la dilatation pupillaire, la salivation, le prurit et l'hypothermie.

JEANDELIZE, enlevant les 2 parathyroïdes externes chez une lapine de 15 semaines, a observé des phénomènes convulsifs passagers; après 2 mois, il enlève les deux lobes parathyroïdiens, l'animal succombe 3 mois après l'opération, il trouve à l'autopsie une parathyroïde : à un autre lapin, il enlève les lobes thyroïdiens et les parathyroïdes internes sans observer aucun trouble; après un mois et demi, il extirpe les parathyroïdes externes, hémiplégie et mort de l'animal après un mois et demi.

Greffes. — CHRISTIANI a réalisé (1901) des greffes thyroïdiennes sous la peau ou dans le péritoine du lapin; il a noté un processus de régénération des tissus beaucoup plus actif que chez le rat.

PETROWSKY (*Thèse Kiev*, 1905) a noté, sur des lapins en inanition ou soumis au régime ordinaire, les modifications des échanges nutritifs qui succèdent à la thyroïdectomie.

La thyroïdectomie incomplète abaisse les échanges phosphorés et azotés; l'animal augmente de poids. La thyroïdectomie complète diminue l'azote et le phosphore urinaires : la tétanie précède la mort.

Le corps thyroïde stimulerait donc les échanges nutritifs.

Capsules surrénales. — **Anatomie.** — Les capsules surrénales se présentent sous la forme de deux corps lenticulaires, très aplatis, de couleur pâle.

Elles pèsent chacune environ 25 centigrammes (pour un lapin de 1 500 grammes).

La capsule gauche est assez éloignée du rein, elle est même parfois en contact avec la veine cave : la veine capsulaire se jette dans la veine rénale. — La capsule droite est complètement accolée à la veine cave, masquée par cette veine : la veine capsulaire droite qui se jette dans la veine cave est toujours très courbe (LANGLOIS, *Thèse de la Faculté des Sciences*, Paris, 1897).

On a signalé des glandes accessoires derrière la veine cave ou accolées à ce vaisseau (STREHL et WEISS, GOURFEIN), ou dans l'écorce rénale ; mais on n'est pas fixé sur leur fréquence. STILLING en a trouvé chez tous les lapins examinés; ALEZAIS et ARNAUD chez un lapin sur vingt.

Technique. — *Ablation.* — Quoique beaucoup d'auteurs aient préféré la voie lombaire, LANGLOIS a procédé presque toujours à l'aide d'une laparotomie latérale, pour enlever les capsules surrénales. Quand il s'agit d'une destruction partielle, il suffit de toucher, avec la sonde portée au rouge, un point quelconque de la capsule. Pour la destruction totale, LANGLOIS a constaté qu'il était possible d'extirper non seulement la capsule gauche, mais la capsule droite, avec la sonde cannelée. Les artères capsulaires sont très petites : inutile de poser des ligatures. L'ablation d'une seule capsule est sans effet appréciable; les lapins parfois cependant maigrissent et ne reviennent point à leur poids primitif. LANGLOIS a même vu deux animaux mourir dans un état d'émaciation profonde.

La destruction totale des deux capsules entraîne fatalement et rapidement la mort,



après une perte graduelle de la force musculaire. On a noté chez le lapin des convulsions vers la fin.

Si l'on ne pratique que des destructions partielles des deux capsules, les troubles observés sont fonction de la gravité des lésions faites et de l'intervalle mis entre la cautérisation des deux glandes (LANGLOIS).

D'après BROWN-SÉQUARD, le lapin survit 9 heures environ à l'ablation d'emblée des deux capsules. D'après HOLMGREN et ANDERSON, il survivrait 5 à 6 jours en moyenne. Enfin, d'après STREHL et WEISS, le lapin ne résisterait que 8 à 14 heures à l'ablation en un temps des deux glandes, 21 à 76 heures, si l'opération est faite en deux temps, l'intervalle étant d'un mois.

Dose d'adrénaline toxique (chlorhydrate) pour le lapin (BATTELLI et TAMASIO).

0gr,002 par kilogr.	Pas mortelle.
0gr,004 —	Rarement mortelle.
0gr,010 —	Souvent mortelle.
0gr,020 —	Toujours mortelle.

Rate. — Elle est petite, oblongue, pâle, rougeâtre. Les follicules lymphatiques sont visibles à l'œil nu. Elle pèse 0 gr. 65.

12 heures après le repas, elle pèse, par rapport au poids du corps, 3600 : 1 ; 8 heures après, 2 552 : 1.

Extirpation. — Incision à travers la peau et les muscles de 6 cm., commençant sur la ligne médiane à l'appendice xyphoïde, ou partant de l'extrémité antérieure de la 11e côte gauche : dans la première méthode, pas d'hémorragie, mais il faut tirer l'estomac en dehors; derrière la partie supérieure de la grande courbure se cache la rate.

MAGGIORANI a trouvé, après l'extirpation de la rate du lapin, diminution de la fibrine et des globules rouges du sang.

D'après TEDESCHI, la rate du lapin est l'organe le plus riche en fer.

Normalement, la rate du lapin contiendrait des microbes, dont la virulence est nulle ou atténuée (CARRIÈRE et VANVERTS).

L'excitation du bout périphérique du vague provoque la contraction des fibres musculaires de la capsule et des trabécules de la rate chez le lapin (ŒHL).

Rôle de l'épiploon. — HÉGER a expérimenté sur le lapin, afin de mettre en évidence les mouvements de l'épiploon, et la manière dont il se comporte vis-à-vis des corps étrangers introduits dans la cavité abdominale. Sa méthode consiste essentiellement dans l'injection de poudres métalliques, ou de perles, ou de fragments opaques pour les rayons RŒNTGEN; l'examen fluoroscopique permet de suivre la migration des particules, qui sont bientôt accaparées par l'épiploon, et peuvent arriver jusqu'au lobe gauche du foie.

HÉGER (*Arch. Int. Phys.*, 1904) rattache la mobilité de l'épiploon à celle du diaphragme, et démontre l'existence d'une sécrétion épiploïque.

VIII. — EXCRÉTION RÉNALE.

Reins. — Chaque rein mesure 3 cm. de long, 2 cm. de large et 1 cm. 5 d'épaisseur. Chaque rein pèse environ 7 gr. 3, 7 gr. 5 ; le gauche semble plus lourd.

Le rein droit s'étend du bord inférieur de la 11e côte droite au bord supérieur de la 2e vertèbre lombaire ; le rein gauche du milieu de la seconde au milieu de la 4e vertèbre lombaire ; le rein gauche est donc situé plus bas que l'autre.

Chaque rein ne possède qu'une pyramide de MALPIGHI.

Vessie et urine. — A noter la minceur de la paroi de la vessie; quand celle-ci est pleine, elle comprime l'orifice inférieur du cæcum, en haut. COURTADE et GUYON ont noté que le contenu vésical peut refluer dans les uretères, s'il y a obstacle à son élimination par l'urèthre.

On peut aisément sonder le lapin mâle à l'aide de bougies en gomme n° 7.

L'urine est trouble, jaune, d'odeur désagréable, de réaction alcaline. Le trouble pro-

vient de phosphates et carbonates terreux et de phosphates de magnésium et d'ammonium. On trouve aussi du carbonate de calcium, des octaèdres d'oxalate de chaux ; l'urine renferme en outre de l'urée, de l'acide sulfurique, un peu d'acides phosphorique et lactique. Normalement, on trouve des traces d'albumine. Si le lapin est nourri avec la viande, l'urine devient acide. Densité : 1,34. $\Delta = -0,60$ en moyenne.

Nous empruntons à Bardier et Frenkel (*J. de Phys. et de Path. gén.*, 1901, 721) les chiffres suivants ayant trait à la *composition de l'urine du lapin*.

Lapin.	Quantité.	Az. total.		Az. uréique.		Coefficient azoturique.	Extr. sec.		Cendres.		Matières organiques.		Rapport cendres Mat. organ.
		p. 100	p. 24 h.	p. 100	p. 24 h.		p. 100	p. 24 h.	p. 100	p. 24 h.	p. 100	p. 24 h.	
		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	gr.	
I.	96	12,50	1,20	10,73	1,027	0,83	59,18	5,66	30,08	2,88	29,1	2,78	10,33
II.	112,9	13,70	1,54	11,01	1,24	0,80	58,7	6.63	36,3	4,2	22,4	3,53	1,62
III.	112,7	15,17	1,69	13	1,469	0,85	57,2	6,44	38	4,3	19,2	2,17	1,98

D'après Harnack, le lapin serait le seul animal de laboratoire qui, normalement, n'élimine jamais d'indican urinaire. Penrosch provoqua l'indicanurie en faisant ingérer de la viande fraîche à un lapin. Orthweiler annonça que l'absence d'indican provient de ce que cet animal n'ingère pas de substance capable de fournir de l'indol par putréfaction. Blumenthal et Rosenfeld ont constaté que le lapin, mis en état de jeûne, élimine aussitôt de l'indican. Labbé et Vitry (*B. B.*, 1907, 588) ont repris la question et ont constaté que le lapin au régime végétal banal n'élimine pas d'indican. Par contre, l'indicanurie apparaît si l'animal est soumis à une alimentation insuffisante ou à une ration renfermant une albumine animale.

Récemment (*B. B.*, 1910) E. et J. Gautrelet ont donné, sous forme de tableau, la moyenne des éléments urinaires dosés par 24 heures et par kilog. Ils ont effectué leurs recherches sur des lapins soumis à un régime exclusivement composé de chaux (700 gr. p. 24 h.), pour des animaux pesant 2^{kil},150 environ ; nous reproduisons les seuls chiffres ayant trait à la moyenne des dosages par kilog. de poids.

Volume	Densité	Éléments fixes	Alcalinité apparente (en Na OH)	
187^{cc},3	1014,5	4^{gr},107	12^{cc},100	
Acidité absolue (en SO^4H^2)	**Urée**	**Ammoniaque**	**Acide urique**	
0,580	1^{gr},164	0^{gr},068	0^{gr},022	
Xantho-urates	**Azote total (en urée)**	**Rapp. azoturique**	**Chlorures (en NaCl)**	
0^{gr},040	1^{gr},285	0,905	0^{gr},492	
Phosphates (en $Ph O^5$)	**Sulfates**	**Sulfoconjugués**	**Urobiline**	**Peptones Leucomaïnes**
0^{gr},206	0^{gr},252	Traces très faibles	0^{gr},075	Traces très faibles

IX. — CHALEUR ANIMALE.

Température des lapins (prise dans le rectum).

	Moyenne.
17 observations	39°26 (Mareau)
28 —	39°30 (Erler)
13 —	39°24 (Adamkievicz)
16 —	39°03 (Parinaud)
32 —	39°54 (Schreiber)
104 —	39°81 (Ch. Richet)

La moyenne générale de ces 210 observations est de 39,55, avec un minimum de 38,3 et un maximum de 40,6.

D'une façon générale d'ailleurs, ajoute Ch. Richet (*La température des mammifères et des oiseaux*, *Revue scientifique*, 303), la température du lapin est difficile à prendre. Nul animal n'est aussi sensible que celui-ci aux excitations sensitives. Le seul fait de le prendre ou de l'attacher, ou même simplement de le tenir, suffit pour que sa température baisse de plus d'un dixième de degré.

Variations. — *Contention.* — Par le seul fait de la *contention*, le lapin se refroidit vite et beaucoup, comme l'ont vu tous les physiologistes, et comme l'indiquent les chiffres suivants (Ch. Richet).

Lapin attaché : à 10 h. 50. . .	39°9
— : à 11 h.	38°9

Influence de la fourrure.

La température des lapins rasés est inférieure au moins d'un demi-degré à celle des lapins ayant leur fourrure.

Malgré leur température plus basse, leur rayonnement calorifique est plus élevé.

Pour suppléer à cette dépense de chaleur, ils consomment une plus grande quantité d'aliments.

Malgré cette alimentation plus abondante, ils diminuent graduellement de poids (Ch. Richet).

Saison. — Pour 74 températures d'hiver, la température moyenne a été de 39°62. Elle a été de 40° pour 38 températures d'été (Ch. Richet, Gley et Rondeau).

Section de la moelle. — Cl. Bernard coupe la moelle épinière au niveau de la septième vertèbre cervicale ou à la limite des régions cervicale et dorsale. Il voit la température du lapin descendre en quelques heures à 21°. Cet abaissement est dû à la paralysie vaso-motrice cutanée, et à celle d'un grand nombre de muscles producteurs de chaleur.

Chauffage. — Delaroche soumet à l'étuve à 40°7 pendant 12 minutes un lapin, dont il voit la température alors s'élever de 40 à 43°.

Claude Bernard soumet un lapin à l'étuve sèche à 100° : il meurt en 10 minutes.

Si l'étuve est humide :

A 80°	le lapin meurt en		2′
A 60°	—	—	3′
A 45°	—	—	10′

On peut voir la part qui revient à la surface cutanée et à la surface pulmonaire dans l'échauffement total de l'animal, placé à l'étuve.

Lapin : tête dans l'étuve.		*Corps seul dans l'étuve.*	
Temp. normale. . .	40°	Temp. normale. . .	39°5
Après 5 minutes . .	40°	Après 4 minutes . .	42°
— 10 — . .	40°	— 10 — . .	43°
— 15 — . .	41°	— 15 — . .	44°
— 20 — . .	41°	— 20 — . .	45° mort.
— 25 — . .	43°		
— 30 — . .	43°		
— 38 — . .	43° mort.		

Inanition. — L'état d'inanition modifie les pertes de poids dues à l'hyperthermie. Chez le lapin normal exposé à une température ambiante de 40° à 45° la perte de poids atteint en moyenne 3 p. 100 p. k., p. h. Mais cette perte diminue graduellement après les premiers jours d'inanition absolue. Cette modification dans les variations de poids chez les animaux à jeun ou alimentés, chauffés, peut être due à plusieurs facteurs, mais un des plus importants se trouve dans les variations des conditions polypnéiques.

Chez le lapin normal, la polypnée réflexe s'établit presque immédiatement après le commencement de l'échauffement. Chez l'animal profondément inanitié, ayant perdu

30 à 35 p. 100 de son poids total, la polypnée ne se produit plus (J. Gautrelet et J. P. Langlois, *B. B.*, 1904, 5 mars).

Calorimétrie. — Le tableau ci-dessous indique, d'après divers auteurs, la quantité de calories dégagées (mesurées directement), sur des lapins de divers poids.

Poids de l'animal. kil.	Calories par heure et par kilog	Auteurs.
3,720	2 600	Ch. Richet.
3,720	2 000	
3,470	3 500	
3,440	3 750	
2,850	5 100	Sigalas.
2,810	3 800	
2,800	4 900	

X. — GLANDES GÉNITALES.

Testicules. — Ellipsoïdes et relativement volumineux. Ils mesurent 5 millimètres de long et 12 millimètres d'épaisseur et pèsent chacun $1^{gr},45$. Logés tantôt dans les bourses, tantôt dans l'abdomen ; dans ce cas, ils sont rattachés au fond de la gaine vaginale par un *gubernaculum testis*. Les canalicules séminifères sont très développés. Il est facile de les isoler les uns des autres.

Épididyme. Canal déférent. — La tête de l'épididyme est aplatie, la queue forme un appendice conique très détaché. Le canal déférent est séparé des vaisseaux du testicule à l'intérieur de la gaine vaginale, de sorte qu'il y a deux cordons testiculaires. Lorsque les canaux déférents arrivent au-dessus de la vessie, ils restent libres sans dilatation et viennent s'ouvrir à des hauteurs différentes dans le canal de l'urètre sous une petite valvule.

Vésicule séminale. — Une seule, allongée, à parois minces couchées sur le col et une partie de la face supérieure de la vessie.

Canal de l'urètre. — Conduit très dilatable sans renflement érectile à son extrémité.

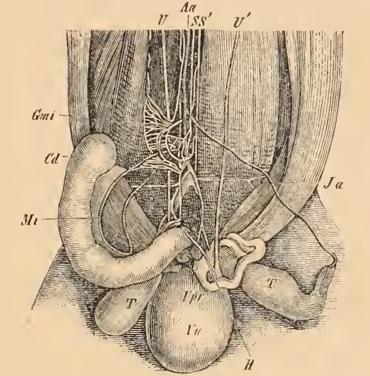


Fig. 9. — *Vu*, vessie ; *Vpr*, corne de la vésicule prostatique ; *TT*, testicule ; *Cd*, côlon descendant ; *UU'*, uretères droit et gauche ; *Aa*, aorte abdominale ; *S*, sympathique abdominal.

Prostate. — Oblongue et volumineuse ; elle est située en travers de l'origine de l'urètre ; mais elle se prolonge en avant de façon à recouvrir la terminaison des canaux déférents et une assez grande partie de la vésicule séminale. Deux glandes de Cowper sont enveloppées par le muscle sphincter de l'urètre.

Pénis. — A l'état de relâchement, il offre une direction horizontale parallèle à la région coccygienne. Sa longueur totale est de 8 centimètres environ, 4 centimètres pour le partie fixe, et 4 centimètres pour la partie libre. Le bord dorsal est tranchant ; l'autre bord est creusé d'un sillon dans lequel est logé le canal de l'urètre.

Le pénis est logé dans un fourreau dont la face externe est garnie de poils plus longs que ceux des régions voisines. Le fourreau est pourvu d'un muscle rétracteur qui se fixe autour du pénis.

Les autres muscles qui agissent sur la verge sont : 1° deux ischio-caverneux énormes ; 2° un bulbo-caverneux rudimentaire ; 3° un muscle long et plat dont les fibres dirigées obliquement de haut en bas et d'avant en arrière commencent sur les bords

du coccyx pour se terminer sur les faces de la portion profonde du corps caverneux, en se contractant il rapproche le pénis de la face antérieure des vertèbres coccygiennes; 4° un muscle formé de deux ventres charnus attachés par l'arcade ischiale et prolongé en arrière par un tendon qui se fixe sur le dos de la verge; ce muscle sous-ischio-caverneux joue un rôle important dans l'accouplement. Lorsque la verge est en érection, elle devient simplement verticale. Cette position est impropre à la copulation. C'est alors qu'a lieu la contraction du sous-ischio-caverneux qui a pour résultat l'élévation du pénis, sans rapprochement de l'abdomen et la possibilité du coït.

Glandes annexes. — Au-dessous de la base de la queue, de chaque côté de l'anus et du fourreau, on voit deux cavités larges et peu profondes tapissées par un tégument blanchâtre, humide et dépourvu de poils. Au centre de ces cavités existe une papille percée d'un trou à son sommet. Cette papille répond à la glande anale.

Les glandes anales sont coniques, formées de deux petites masses superposées; l'une de couleur brune, l'autre jaunâtre; elles résultent de l'amas des culs-de-sac glandulaires qui sécrètent un produit gras et onctueux. Au fond de ces cavités vient encore s'ouvrir le canal excréteur de deux autres glandes. Ces glandes sont situées profondément de chaque côté du rectum; elles sont épaisses et formées de culs-de-sac dont les cellules renferment beaucoup de graisse : ce sont les glandes rectales.

Sperme. — Le sperme est épais, visqueux, avec des grumeaux : il se coagule après l'éjaculation.

Les spermatozoïdes sont composés d'une tête en forme de disque et d'une queue. Les dimensions de la tête sont $0^{mm}005$ de longueur, $0^{mm}0036$ de largeur et de $0^{mm}001$ d'épaisseur; la longueur de la queue est de $0^{mm}045$.

La réaction du sperme dans le testicule est neutre: alcaline dans l'épididyme. Il contient une matière albuminoïde (Frerichs).

Ovaires. — Ils ont environ $5^{cm},5$ de longueur sur 4 à 5 millimètres de largeur, pèsent chacun $0^{gr},25$; leur teinte générale est d'un blanc rosé. Les vésicules de Graaf, et les corps jaunes, extrêmement nombreux, sont disséminés sur toute la surface des glandes ovigères.

Oviductes. — Le pavillon de la trompe est développé, il dépasse, en avant, l'extrémité de l'ovaire; il se replie de haut en bas et d'avant en arrière, pour venir se fixer sur cet organe.

Utérus. — Deux utérus distincts, accolés l'un à l'autre à l'origine et divergents dans le reste de leur étendue. Leur longueur est de 10 à 12 centimètres. Chaque utérus est cylindrique, flexueux, et s'ouvre au fond du vagin par une petite fleur épanouie.

Les ligaments larges fixent l'utérus flottant dans la cavité abdominale, à la région sous-lombaire. Ces liens sont au nombre de deux, plus développés en avant qu'en arrière et irrégulièrement triangulaires. L'attache des ligaments se fait comme chez la vache sur la concavité des cornes de l'utérus. Celui-ci est tiré en haut et en dehors.

Vagin. — Il est aplati de bas en haut, soutenu par les bords de sa face inférieure, et long de 5 à 8 centimètres. Son origine n'est pas nettement indiquée, parce que le méat urinaire s'entre-croise plus ou moins avec un canal qui doit naturellement appartenir au vagin. Ce canal est situé à gauche du méat: il cesse bientôt pour reparaître au voisinage du canal utérin gauche.

Vulve. — Longue de 6 centimètres, la cavité vulvaire est presque entièrement située au delà de l'arcade ischiale, attachée avec le rectum à la face inférieure de la région coccygienne.

L'orifice de la vulve présente les grandes et les petites lèvres. Celles-ci commencent vers la commissure supérieure et viennent se fixer sur les bords du *clitoris*. Cet organe a pour base un corps caverneux de 4 centimètres de longueur. Les muscles de la vulve sont : 1° un constricteur postérieur; 2° un constricteur antérieur; 3° deux ischio-caverneux; 4° un sous-ischio-caverneux.

Glandes. — Une paire de glandes rectales et de glandes anales.

Sécrétion interne de l'ovaire et du testicule. — Le rôle de la glande interstitielle n'est pas élucidé.

Les expériences de Bouin, Ancel et Villemin sur la lapine ont montré que le corps jaune tient sous sa dépendance les caractères sexuels secondaires de la femelle.

Notons également les recherches de Horsley qui a vu l'hypertrophie de l'ovaire restant en place, alors que l'autre était enlevé de l'organisme.

Carmichael et Marshall ont enfin étudié les corrélations existant entre l'ovaire et l'utérus de la lapine. Ils ont vu que, si l'on fait chez des animaux adultes l'ablation des ovaires, on détermine une dégénérescence de l'utérus et des trompes de Fallope.

La sécrétion testiculaire interne est due aux cellules interstitielles; sans doute les caractères sexuels du mâle sont peu accentués, mais la sécrétion externe règle les phénomènes de croissance de l'animal. Peut-être aussi faut-il, avec Loisel, rapprocher la consommation excessive de graisse, de la maigreur relativement plus grande du mâle pendant la période génitale, de l'engraissement marqué et de l'inertie des castrats.

Mamelles. — Les mamelles de la lapine sont au nombre de dix, disposées sur deux rangées latérales étendues depuis le pli de l'aine jusque sous la poitrine. Elles n'offrent pas, comme chez les grands quadrupèdes, de réservoirs galactophores; les canaux galactifères se réunissant directement en un nombre variable de conduits définitifs qui traversent le mamelon pour s'ouvrir à son extrémité par cinq à dix orifices. (Chauveau.)

Lait. — Lebedeff a obtenu quelques gouttes de lait par traite directe de la lapine. 80 grammes de lait renfermaient 18 grammes de graisse. Cette graisse renfermait 72,5 p. 100 d'acide oléique, 10,3 p. 100 d'acides solides.

Pizzi donne comme composition du lait :

	P. 100.
Eau	69,5
Albumines et caséinogène	15,54
Graisses	10,4
Lactose	1,95
Sels	2,56

XI. — SQUELETTE.

Le squelette du lapin comprend 213 os, sans compter les osselets de l'ouïe, les dents, les sésamoïdes.

Ils se répartissent ainsi : Crâne, 10; face, 15; colonne vertébrale avec sacrum et queue, 43; thorax, 25: extrémité antérieure, 66; extrémité postérieure, 54.

Le squelette de l'homme renferme 205 os de même ordre.

Composition chimique. — Nous devons à Wildt (1872) des chiffres intéressants concernant la composition chimique de certains os, et sa variation suivant l'âge. Les recherches de cet auteur portèrent sur les os des extrémités, y compris la clavicule, mais non le bassin.

Age.	Poids de l'os frais.	Eau.	Graisse.	Substances solubles dans eau chaude.	Substances organiques.	Substances inorgan.
	gr.	p. 100.	p. 100.	p. 100.	p. 100.	p. 100.
Aussitôt après naissance.	0,6534	65,67	0,57	4,61	13,59	15,56
3 jours	1,1519	60,17	0,55	5,37	16,68	17,23
14 —	6,9206	65,98	1,65	2,62	15,13	18,62
1 mois	10,7724	56,11	1,92	2,29	16,29	23,39
2 —	15,9722	51,36	0,54	2,19	15,78	30,13
3 —	29,0307	51,16	1,61	1,57	14,76	30,90
4 —	36,2533	37,32	5,87	1,50	18,14	37,17
6 —	43,2605	26,73	12,30	1,48	17,69	41,80
8 —	43,3350	26,69	17,39	1,27	15,43	39,22
1 an	42,0020	20,88	17,00	1,28	15,40	44,39
3-4 ans	41,4820	21,45	16,28	1,17	16,10	45,00

Composition de la cendre des os, p. 100 de substance sèche.

Age.	Substance organique.	Phosphate Ca.	Phosphate Mg.	Carbonate calcium.	Fluorure calcium.
Aussitôt après naissance.	46,61	45,24	1,61	4,43	1,41
3 jours.	49,18	43,96	1,51	4,44	0,91
14 —	44,82	47,76	1,52	5,90	0,89
1 mois	41,06	50,61	1,57	5,36	1,40
2 —	34,37	55,82	1,56	6,74	1,51
3 —	32,32	57,12	1,49	7,21	1,86
4 —	31,28	57,90	1,53	7,68	1,61
6 —	29,74	59,35	1,61	7,89	1,41
8 —	28,23	59,50	1,46	9,03	1,78
1 an	25,76	61,21	1,48	9,64	1,91
3-4 ans	25,35	60,58	1,31	4,47	2,27

On voit que la teneur en eau et en substances solubles dans l'eau diminue avec l'âge, tandis que la teneur en graisse croît.

Os de la face. — La face, beaucoup plus étendue que le crâne, se compose de deux mâchoires. La mâchoire supérieure ou antérieure, traversée dans sa longueur par les cavités nasales, est formée de dix-neuf os larges, dont un seul, le vomer, est impair. Les os pairs sont : les maxillaires supérieurs, les os incisifs ou intermaxillaires, les palatins, les ptérygoïdiens, les zygomatiques, les lacrymaux, les os nasaux, les cornets supérieurs et les cornets inférieurs. Quatre os seulement, les incisifs et les maxillaires, sont destinés à l'implantation des dents; les autres établissent l'union entre le crâne et la mâchoire supérieure ou concourent à la formation des cavités nasales.

La mâchoire inférieure a pour base un seul os, le maxillaire inférieur.

Le *maxillaire supérieur* du lapin est moins étendu proportionnellement que celui des autres animaux : la table externe est mince et percée de trous. Tubercule molaire étroit et dirigé au dehors. Apophyse palatine très étroite, et ne concourant ainsi que pour une part légère à la formation de la voûte palatine. Elle ne rejoint pas le sommet de l'apophyse interne de l'os incisif.

L'*intermaxillaire*, volumineux, se fait remarquer par le grand développement de son apophyse montante qui atteint le frontal, et la largeur des fentes incisives, qui se confondent au-dessus des apophyses internes. Il porte deux incisives placées l'une au-dessus de l'autre.

Les *palatins* se rapprochent de ceux du cheval. Quant à la disposition de la partie qui concourt à former la voûte palatine, le conduit palatin s'ouvre aussi entre le palais et le maxillaire supérieur. Les crêtes palatines sont très développées.

Le *zygomatique* est aplati d'un côté à l'autre : le sommet, uni avec l'apophyse zygomatique du temporal, est simple : la base se confond avec la tubérosité malaire.

Large et long, l'os *nasal* s'articule par toute l'étendue de son bord externe avec l'apophyse montante de l'intermaxillaire. Les os nasaux présentent une extrémité antérieure peu saillante.

Les cornets sont disposés comme chez le chien, mais les replis sont moins nombreux.

Dans le *maxillaire inférieur*, l'apophyse coronoïde est courte, le condyle étroit et allongé d'avant en arrière; le bord postérieur est très échancré; l'espace interdentaire est très long; le corps ne porte que deux alvéoles pour les incisives.

Cuvier avait pensé que l'un des moyens de juger de l'intelligence des animaux serait de comparer l'aire du crâne à l'aire de la face mesurée sur une coupe médiane de la tête débarrassée de la mâchoire inférieure.

Colin a étudié à ce point de vue la tête de nos animaux domestiques. En laissant de côté la surface occupée par les sinus, il a trouvé que l'aire du crâne est à celle de la face, chez le lapin, comme 1 à 1,45.

D'après le tableau de Colin, le lapin se trouve, quant à l'aire du crâne, entre le chien et la chèvre.

Os du crâne. — Le crâne comprend 7 os plats dont 5 sont impairs : l'occipital, le pariétal, le frontal, le sphénoïde, l'ethmoïde. Un seul est pair, le temporal.

Occipital. — Il se compose de quatre pièces partiellement séparées chez les jeunes animaux : la partie basilaire, les condyles et l'écaille. Cette dernière est soudée chez l'adulte aux condyles.

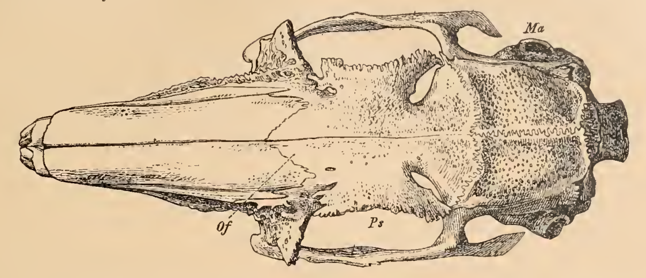


Fig. 10. — Vue supérieure du crâne d'un lapin français. Le crâne est légèrement asymétrique. *Ma*, méat auditif externe ; *Ps*, processus sus-orbitaire du frontal ; *Of*, os frontal.

L'*ethmoïde* se trouve entre les cavités cranienne et nasale ; la plus faible portion seulement fait partie du crâne. On y distingue : la lame criblée, la lame verticale et les masses latérales.

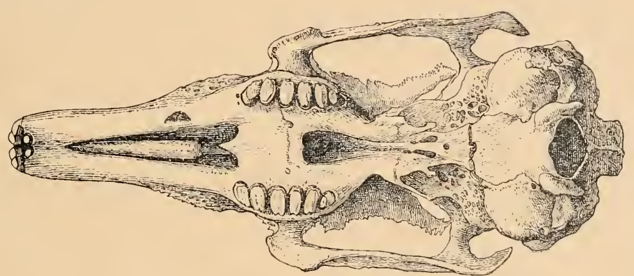


Fig. 11. — Vue inférieure du crâne d'un lapin français.

Le *pariétal*, à peu près quadrilatère, a ses crêtes temporales reportées près de ses bords latéraux.

Le *frontal* est étroit et allongé : l'apophyse orbitaire est mince, relevée et dirigée en

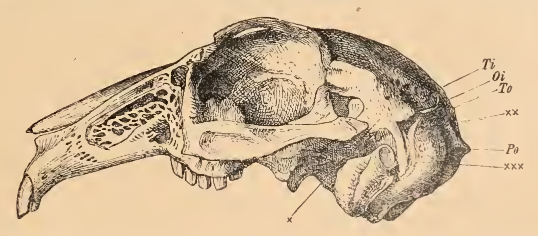


Fig. 12. — Vue latérale du crâne. *Ti*, tubercule interpariétal ; *Oi*, os interpariétal ; *To*, tubercule occipital ; *XX*, point de pénétration pour la piqûre du centre diabétique ; *Po*, protubérance occipitale externe.

arrière et en haut ; mais elle n'atteint pas le zygomatique et se trouve échancrée profondément à sa base.

Le corps du *sphénoïde* est très court, triangulaire, épais à son bord supérieur,

percé en son milieu d'un orifice qui aboutit à la fosse pituitaire; les ailes sont très développées; les apophyses sous-sphénoïdales, bifides, sont étroitement embrassées par les ptérygoïdiens et les palatins; la fossette optique est remplacée par un large trou qui communique en même temps avec les deux fosses orbitaires.

La portion écailleuse du *temporal* est circulaire et porte une apophyse zygomatique courte, aplatie d'avant en arrière à sa base d'un côté à l'autre, à son extrémité. Sa surface articulaire est concave transversalement et allongée d'avant en arrière. La portion tubéreuse offre une bulle tympanique considérable, appliquée étroitement sur un conduit auditif large et oblique en arrière : l'apophyse mastoïde se présente comme une simple crête située au-dessus du conduit auditif; le prolongement hyoïdien est absent.

Colonne vertébrale. — La colonne vertébrale du lapin comprend 7 vertèbres cervicales, 12 dorsales, 7 lombaires, 4 sacrées, 16 à 18 coccygiennes.

Les vertèbres *cervicales* s'élargissent légèrement au fur et à mesure qu'on se dirige en arrière; l'atlas se fait remarquer par l'horizontalité de ses apophyses transverses et le rétrécissement qu'elles offrent à leur origine; l'axis, par la présence d'un tubercule bifide à l'extrémité postérieure de son apophyse épineuse et d'une échancrure située au-dessous de la tubercule, les suivantes par leur faible épaisseur; les quatrième, cinquième et sixième par la trifidité de leurs apophyses transverses, la septième par la brièveté de l'apophyse épineuse.

L'apophyse transverse des vertèbres *dorsales* est continuée en arrière par une languette osseuse triangulaire qui augmente la largeur de la lame vertébrale. La face inférieure du corps est plus évidée dans sa partie moyenne, et la crête inférieure plus saillante que chez le chat. Mais, ces détails étant à part, les vertèbres dorsales du lapin sont assez semblables à celles du chat et du chien.

Les trois premières *lombaires* portent à la face inférieure du corps une crête très saillante qui simule une véritable épine inférieure; les autres, une crête médiane qui s'atténue un peu en allant vers la dernière. L'apophyse épineuse se prolonge en arrière par une languette osseuse translucide qui disparaît dans les deux dernières; les tubercules articulaires antérieurs sont plus développés et plus rapprochés de la ligne médiane que dans les carnassiers. Enfin les apophyses transverses sont proportionnellement plus longues, et celles de la première sont remarquables par l'élargissement échancré qu'elles présentent à leur extrémité libre.

Le *sacrum*, relativement plus long que celui des carnassiers, se fait remarquer par la présence de quatre vertèbres dont les apophyses épineuses sont isolées les unes des autres.

Le *coccyx* comprend quinze à dix-huit vertèbres qui s'amincissent graduellement : elles sont fortes et tubéreuses; les cinq ou six premières sont aussi parfaites que de vraies vertèbres; les dernières sont de petits os en forme de V.

Nous ne dirons que peu de mots des autres os.

Côtes. — Le lapin a 12 paires de côtes; les trois dernières sont cartilagineuses et libres.

Membres antérieurs. — La clavicule est rudimentaire. Pas de mouvement de pronation ni de supination. Neuf os du carpe.

Membres postérieurs. — Le bassin a une situation presque verticale et une grande longueur. L'insertion avec le sacrum se fait presque en son milieu.

Peau. — La peau du lapin a une surface d'environ 1 375 cmq.; elle présente un tissu assez dense, de petite, mais parfaite, élasticité; elle se transforme en muqueuse aux orifices du corps de l'animal, sans délimitation nette.

Poils. — La peau est recouverte de deux sortes de poils, les jarres droites, roides et brillantes, cachant complètement le duvet qui est très doux et se trouve abondant entre les précédents.

La peau de l'animal est plus efficacement protégée en hiver qu'en été; elle pèse environ, durant la saison froide, 181 g.

Les poils renferment 7,15 p. 100 de soufre; en outre ils donnent 2,88 p. 100 de cendres, dont 0,34 d'acide silicique (Gorup-Besanez).

XII. — MUSCLES.

Muscles blancs et muscles rouges. — Krause, le premier, avait remarqué que le muscle semi-tendineux du lapin était rouge, alors que le grand adducteur de la cuisse était complètement blanc; mais c'est surtout Ranvier qui, dans un travail important (1874) a fait ressortir les différences qui existent au point de vue anatomique et fonctionnel entre les muscles blancs et rouges de cet animal.

D'après Ch. Richet (*Physiologie des muscles et des nerfs*), le nombre des excitations nécessaires et suffisantes pour provoquer le tétanos serait de :

40 pour les muscles de lapin,
20 pour les muscles rouges.

Les muscles rouges du lapin, ainsi que la myocarde renfermeraient plus de fer que les autres muscles.

La vitesse de propagation de l'onde musculaire en réponse à l'excitation mécanique est de 3 à 4 m. par seconde dans les muscles rouges, 11 m. par seconde dans les muscles blancs (Rollett, 1874).

Voici, d'après Carvallo et Weiss, la densité de quelques muscles de lapin (*Journ. de physiol. et de path. gén.*, 1899, 207) :

Numéros.	Gastrocnémiens. (blanc).	Soléaire (rouge).	Cœur.	Diaphragme.
1	1 065	1 060	1 054	1 059,5
2	1 065	1 057	1 054	1 062
3	1 065	1 057	1 054	1 062
4	1 065	1 057	1 054	1 062
5	1 065	1 057	1 054	1 062
6	1 065	1 059	1 054	1 063

Composition chimique du muscle. — Les muscles de la cuisse ont donné les chiffres :

Eau	75,08
Matières solubles	24,92
Albuminoïdes	20,85
Azote p. 100 de substance sèche	13,5

Glycogène musculaire. — Cramer (1888) donne les chiffres suivants relativement à la teneur du glycogène de divers muscles.

Muscles.	Poids.	Glycogène.	P. 100.
	gr.	gr.	gr.
Muscles dorsaux	90	0,3755	0,417
Adducteurs du membre postérieur.	100	0,444	0,444

Teneur des moitiés droite et gauche (Cramer).

	Poids des tissus.	Poids du glycogène musculaire.
	gr.	gr.
A gauche	146,3	0,46
A droite	147,7	0,49
A gauche	153,0	0,03
A droite	152,1	0,02

Mort du muscle. — D'après Brown-Séquard l'irritabilité musculaire disparaît environ 8 heures après la mort.

D'après Bierfreund, les muscles dont le mode de contraction est différent ne se comportent pas de même quant à la rigidité post-mortem. La contraction des muscles rouges de lapin est si tardive par rapport à celle des muscles blancs que la contraction de ces derniers peut être terminée quand celle des premiers est à peine à mi-temps.

Récemment Kisch (*Hofm. Beit.*, VIII, 210) a étudié la disparition après la mort du glycogène dans les muscles et ses rapports avec les conditions physiologiques.

Voici quelques chiffres relatifs au lapin :

I. — Expériences relatives à l'influence d'oxygène.

Lapin.	Degrés.	Glycogène disparu sans O. Quantité p. 100 par heure.	Glycogène disparu avec O. Quantité p. 100 par heure.
1	15	16,44	18,10
2	18	8,32	20
3	18	16	17,87
4	18	68,70	75

La présence d'oxygène détermine une activation très nette de la disparition du glycogène.

II. — Expériences relatives à la nature du muscle.

Lapin.	Degrés.	Destruction du glycogène par les muscles squelettiques. Quantité p. 100 par heure.	Destruction par le cœur. Quantité p. 100 par heure.
1	15	6,60	18
2	15	9	17,7

Le cœur retient donc une quantité beaucoup plus grande de glycogène que les muscles squelettiques.

Nombre. — Il y a lieu de compter, non compris ceux des organes splanchniques, 167 muscles pairs pour les côtés droit et gauche de l'animal ; en outre il faut indiquer le diaphragme et le mylo-hyoïdien impair. Chez l'homme on arrive à 300 muscles pairs.

Les muscles se répartissent ainsi chez le lapin :

Tête	14
Cou	15
Dos	7
Queue	4
Poitrine	34
Abdomen	4
Extrémité antérieure	51
Extrémité postérieure	40

Nomenclature des muscles. — **Muscles de la face :** muscle grand zygomatique muscle petit zygomatique, muscle élévateur supérieur des lèvres, muscle élévateur du nez, muscle élévateur de l'angle de la bouche, muscle dentaire supérieur, muscle buccinateur, muscle dépresseur de la lèvre inférieure.

Muscles masticateurs : muscle masséter, muscle temporal, muscle ptérygoïdien interne, muscle ptérygoïdien externe.

Muscles de la tête : muscle droit postérieur de la tête superficiel, muscle droit posrieur de la tête mineur, muscle droit postérieur de la tête majeur, muscle oblique de la tête majeur, muscle oblique de la tête mineur, muscle droit de la tête latéral.

Muscles du cou : muscle sternomastoïdien, muscle sternohyoïdien, muscle sternothyroïdien, muscle thyroïdien, muscle stylohyoïdien majeur, muscle mandibulé, muscle stylohyoïdien mineur, muscle mylohyoïdien, muscle géniohyoïdien.

Muscles de la région latérale du cou : muscle scalène antérieur, muscle scalène médian, muscle scalène postérieur. Muscles longs de l'atlas : muscle long du cou, muscle droit de la tête antéro-majeur, muscle droit de la tête antéro-mineur.

Muscles du dos : muscle serratus postérieur, muscle splénius de la tête et du cou, muscle sacrospinal, muscle iliocostal, muscle grand dorsal, muscle spinal, muscle intertransverse, muscles multifides.

Muscles de la queue : muscle extenseur médian de la queue, muscle extenseur latéral,

muscle abducteur postérieur, muscle abducteur antérieur, muscle fléchisseur de la queue.

Muscles de la poitrine : muscles intercostaux externes, muscles intercostaux internes, muscle élévateur des côtes, muscle diaphragme.

Muscles du ventre : muscle oblique externe de l'abdomen, muscle oblique interne de l'abdomen, muscle droit de l'abdomen, muscle carré des lombes.

Muscles de l'extrémité supérieure. — Muscles reliant *l'extrémité supérieure avec le tronc* : muscle cléido-mastoïdien, muscle transverso-scapulaire, muscle grand élévateur de l'épaule, muscle cucullaire, muscle large du dos, muscle rhomboïde du cou, muscle du dos, muscle élévateur de l'angle de l'épaule, muscle pectoral superficiel, muscle grand pectoral, muscle petit pectoral, muscle serratus petit antérieur.

Muscles de l'avant-bras : muscle deltoïde, muscle abducteur supérieur du bras, muscle abducteur inférieur du bras, muscle sus-épineux, muscle sous-épineux, muscle grand rond, muscle petit rond, muscle sous-scapulaire, muscle coraco-brachial, muscle petit extenseur de l'avant-bras, muscle triceps brachial, muscle biceps brachial, muscle brachial interne.

Muscles du bras : muscle long extenseur du carpe radial, muscle petit extenseur du carpe radial, muscle abducteur du pouce, muscle extenseur du pouce, muscle extenseur commun des doigts, muscle extenseur propre du 4[e] doigt, muscle extenseur propre du petit doigt, muscle extenseur du carpe, muscle rond pronateur, muscle rond fléchisseur du carpe radial, muscle rond fléchisseur profond des doigts, muscle rond palmaire, muscle rond fléchisseur sublime des doigts, fléchisseur du carpe ulnaris, muscle rond petit fléchisseur des doigts, muscles lombricaux, muscles interosseux.

Muscles de l'extrémité inférieure. — Muscles de la hanche : muscle grand biceps, muscle moyen biceps, muscle petit biceps, muscle piriforme, muscle tenseur du fascia-lata, muscles obturateurs interne et externe, muscles jumeaux, muscle carré de la jambe, muscle ilio-psoas, muscle psoas majeur, muscle psoas mineur.

Muscles de la cuisse : muscle grêle, muscle sartorius, muscle pectiné, muscle court adducteur, muscle long adducteur, muscle grand adducteur, muscle quadriceps fémoral, muscle biceps fémoral, muscle tenseur du fascia crural, muscle semi-membraneux, muscle semi-tendineux.

Muscles de la jambe : muscle extenseur propre du premier doigt de pied, muscle tibial antérieur, muscle extenseur long des doigts de pied, muscle premier long péronier, muscle second long péronier, muscle troisième péronier, muscle quatrième péronier, triceps de la jambe, muscle plantaire, muscle poplité, muscle long fléchisseur des doigts de la patte, muscles lombricaux, muscle interosseux.

Physiologie des muscles de l'extrémité supérieure.

MUSCLES POUR LES MOUVEMENTS DU BRAS et de l'avant-bras.	BRAS.					
	EXTENSION.	FLEXION.	ADDUCTION.	ABDUCTION.	ROTATION médiane.	ROTATION latérale.
Deltoïde	+		+		+	
Sus-épineux	+					+
Sous-épineux	+					+
Sous-scapulaire	+				+	
Pectoral superficiel	+		+		+	
Grand pectoral (partie supérieure)	+	+	+		+	
— (partie inférieure)		+	+		+	
Large du dos		+	+		+	
Grand rond		+	+		+	
Petit rond		+				+
Abducteur supérieur du bras		+		+		+
Abducteur inférieur du bras		+		+		+
Coraco-brachial			+		+	

MUSCLES.	B		AVANT-BRAS.	
	EXTENSION.	FLEXION.	EXTENSION.	FLEXION.
Biceps	+			+
Long auconé		+	+	
Petit extenseur du bras		+	+	
Brachial interne				+
Anconé latéral			+	
— médian			+	
Petit anconé			+	
Rond pronateur			+	

MUSCLES DESTINÉS AUX MOUVEMENTS de l'avant-bras et de la patte.	AVANT-BRAS.		PATTE.					
	EXTENSION.	FLEXION.	EXTENSION.	FLEXION.	ADDUCTION.	ABDUCTION.	SUPINATION.	PRONATION.
Fléchisseur radial du carpe	+			+	+			+
Fléchisseur du carpe	+			+		+	+	
Palmaire	+			+				
Extenseurs radiaux du carpe		+	+		+			+
Abducteur du pouce			+				+	
Extenseur du 4e doigt		+	+			+		+
— du petit doigt						+		
— commun des doigts		+	+					
— du pouce			+					
Fléchisseur profond des doigts		+		+				
— sublime des doigts		+		+				
Lombricaux				+				
Fléchisseur du petit doigt								
Interosseux								

XIII. — SYSTÈME NERVEUX.

Moelle épinière. — La moelle descend jusqu'à la deuxième vertèbre sacrée. Le canal central est rempli de liquide cérébro-spinal. Elle pèse environ 3gr,6; les renflements cervical et lombaire sont peu marqués. Le *filum terminale* s'étend jusqu'à la huitième vertèbre coccygienne.

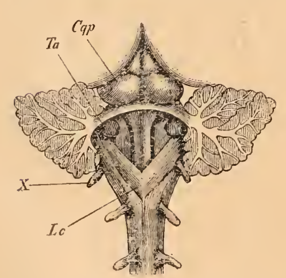


Fig. 13. — Vue postérieure du IVe ventricule. Le cervelet est sectionné et écarté. *Ta*, tubercule acoustique; *Cqp*, tubercules postérieurs de l'éminence quadrigéminée; *X*, nerf vague; *Lc*. *Lamina cinerea*.

Centres. — Le centre *ano-spinal* du lapin est situé entre la 6e et la 7e lombaire; le centre du *sphincter de la vessie* (Masius), au niveau de la 7e dorsale.

Le centre de l'*éjaculation*, au niveau de la 4e lombaire.

Le centre *cilio-spinal* se trouve entre la 6e vertèbre cervicale et la 4e dorsale.

Bulbe. — Centre respiratoire, nœud vital (Flourens) entre le trou borgne ou l'extrémité du IVe ventricule et le point de jonction des pyramides postérieures.

Centre diabétique. — *Procédé de* Cl. Bernard *pour produire la lésion du centre diabétique.* — On se sert d'un instrument qui se compose d'une tige aplatie par une de ses extrémités amincie et tran-

chante comme un petit ciseau. Au milieu de la lame et dans l'axe de l'instrument, la tige se prolonge par une petite pointe très aiguë, longue de 1 millimètre environ.

On saisit fortement la tête de l'animal de la main gauche, pendant qu'un aide tient solidement les quatre pattes pour empêcher l'animal de faire aucun mouvement; puis, en passant la main sur le crâne, d'avant en arrière, on sent une tubérosité qui correspond à la bosse occipitale supérieure. Aussitôt on plante en arrière l'instrument dont la pointe entre dans le tissu spongieux de l'os. On presse d'une manière continue en faisant exécuter de légers mouvements de latéralité pour faire enfoncer les parties tranchantes; on pénètre alors dans la cavité du crâne, et, dès qu'on y est parvenu, on dirige obliquement l'instrument de haut en bas, et d'arrière en avant de façon à lui faire croiser une ligne qui s'étendrait d'un conduit auriculaire à l'autre. Pendant l'opération, il faut avoir soin de bien maintenir la tête.

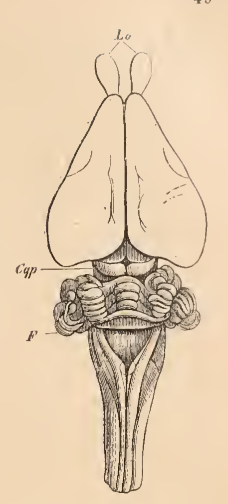


Fig. 14. — Cerveau et bulbe (vus d'en haut). *Lo*, Lobes olfactifs ; *Cqp*, Tubercules postérieurs de l'éminence quadrigéminée ; *F*, cervelet ; *O*, nœud vital.

On pousse dans la direction indiquée l'instrument jusqu'à ce que l'on atteigne l'os basilaire avec sa pointe, puis on le retire avec précaution. Dans cette opération on perce successivement le crâne, le cervelet, les couche postérieure et moyenne de la moelle allongée. Mais la partie large et tranchante de l'instrument ne lèse pas d'une manière sensible la couche antérieure de la moelle, qui est seulement traversée par la pointe de l'instrument.

On peut encore arriver sur la face supérieure de la moelle allongée, en sectionnant les muscles de la partie postérieure du cou et la membrane atloïdo-occipitale, et en enlevant l'arc postérieur de l'atlas ; mais alors le traumatisme est si considérable et les hémorragies si abondantes que le résultat de l'expérience peut être altéré (Livon).

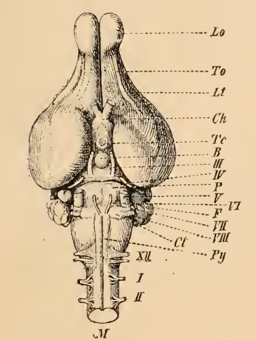


Fig. 15. — Cerveau, vu du bas. *Lo*, lobes olfactifs ; *To*, tractus olfactif ; *Lt*, lobe temporal ; *Ch*, chiasma optique ; *Tc*, tuber cinereum ; *B*, bulbus fornicis ; *III*, nerf oculomoteur ; *IV*, nerf trochléaire ; *P*, pont de Varole ; *V*, nerf trijumeau ; *VI*, nerf abducteur ; *VII*, nerf facial ; *VIII*, nerf acoustique ; *Ct*, corps trapézoïde ; *Py*, cordon pyramidal ; *XII*, nerf hypoglosse ; *IN*, 1re paire cervicale ; *II*, 2e paire cervicale ; *M*, section de la moelle.

Encéphale. — Le poids total de l'encéphale est 9 grammes; le rapport entre ce poids et celui du corps de l'animal est 1/150.

Le cerveau isolé pèse 6gr,8; il mesure 32 millimètres de long et 27 millimètres dans sa plus grande largeur. L'extrait éthéré s'élève à 21 p. 100, tandis que la moelle ne donne que 9 p. 100.

Les *pédoncules cérébraux* sont très développés.

L'*hypophyse* a 5 millimètres de long, 3 millimètres de large et de haut.

Les corps striés sont développés (comme chez les oiseaux). Chacun a 14 millimètres de long et 5 millimètres dans la plus grande largeur.

La *glande pinéale*, gris-brun, a 7 millimètres de long et 0mm,5 de large.

Le *cervelet* pèse 2gr,2; il a 9-14 millimètres de large; 16-25 millimètres de long.

Hémisphères. Chacun présente 4 lobes principaux; le *vermis* les réunit.

Mésencéphale. — La destruction du mésencéphale détruit vraisemblablement la faculté de progresser du lapin; l'animal semble strychnisé; la peau de la tête et du tronc est hyperesthésiée. Quand on touche le museau, le membre antérieur du même côté fait un mouvement vers lui; quand on empêche ce mouvement, c'est le membre du côté opposé qui l'exécute.

Tubercules quadrijumeaux. — Ils sont très excitables par le courant faradique. FERRIER a obtenu des crises d'opisthotonos persistant après l'interruption du courant et la constriction des mâchoires; en même temps contraction de la pupille, circonstance que FERRIER attribue à la propagation de l'excitation sur le noyau gris donnant naissance aux nerfs de la IIIe paire.

Couches optiques. — NOTHNAGEL a constaté que les couches optiques peuvent être désorganisées au moyen d'injections d'acide chromique, sans qu'il en résulte aucune paralysie, ni déviation musculaire, et sans que les excitations sensitives cessent de provoquer des réflexes.

Les animaux survivaient plusieurs semaines.

CHRISTIANI a obtenu des troubles dans la coordination des mouvements après extirpation de la couche optique.

Corps strié. — NOTHNAGEL a étudié les fonctions des corps striés et des noyaux lenticulaires du lapin. Ils renferment les fibres conductrices des incitations volontaires partant des hémisphères.

Des mouvements irrésistibles de rotation sont produits par lésions du *nodus cursorius* dans la partie moyenne du corps strié.

D'après FERRIER, l'excitation des corps striés provoque des contractions des muscles du cou et de la tête, mais sans pleurosthonos, comme chez le chien.

GLIKY n'a pas obtenu de mouvements en excitant les corps striés; pour cet auteur, les faisceaux moteurs ne passeraient qu'à côté de ces organes.

Cervelet. — Le lapin est un des animaux permettant les opérations les plus aisées sur le cervelet : celui-ci n'est pas hermétiquement encaissé entre la tente de la dure-mère et les fosses occipitales; un petit lobule, gros comme un pois, est logé de chaque côté dans la cavité du crâne en arrière du conduit auditif. On peut arriver sur ce point sans s'exposer à blesser les nombreux sinus qui forment une série de réseaux autour de la masse cérébrale.

DURET a trouvé 32 lamelles sur le lobe médian du cervelet.

FERRIER a vu que, si l'on excite, dans le cervelet, le lobe médian, on voit :

Partie supérieure : les deux yeux regardent à droite sur un plan horizontal.

Parties moyenne et inférieure : les deux yeux regardent à gauche dans un plan horizontal, le lobe latéral gauche :

Lobule supérieur : rotation en haut et en dedans de l'œil gauche, rotation en bas et en dehors de l'œil droit.

Lobule moyen : rotation en haut et en dehors de l'œil gauche; rotation au bas et en dehors de l'œil droit.

Lobule inférieur : les deux yeux tournent à droite sur leur axe antéro-postérieur.

Cerveau. — Il est large en arrière et se termine presque en pointe en avant; de côté il paraît aplati. Les hémisphères ont la forme de cônes; la surface en est lisse, montrant à peine la trace de replis; il est difficile de distinguer des territoires distincts.

Le lobe frontal antérieur, d'où part en avant le *tractus olfactorius*, et les lobes olfactifs sont développés. Le lobe temporal est encore le plus distinct. Quant au lobe pariétal, il est sans limites bien nettes; enfin le lobe occipital manque.

Ablation du cerveau. — Peu de temps après l'ablation du cerveau, le lapin commence à se mouvoir d'une façon normale; son excitabilité réflexe est augmentée; si l'on écrase la patte, il regimbe, s'agite fortement, et peut se jeter en avant comme quand les corps striés sont détruits; mais, si le *thalamus* est compris dans la lésion, les mouvements sont beaucoup plus limités, et, selon CHRISTIANI, la marche n'est plus possible.

GUDDEN a noté que l'ablation d'un hémisphère chez le lapin nouveau-né était sans effet; quant à l'ablation totale du cerveau, chez le nouveau-né, elle provoque l'idiotie de l'animal, mais aucun trouble moteur.

Excitation. — D'après ALBERTONI et d'autres auteurs, l'excitation artificielle des hémisphères ne saurait produire l'épilepsie. FÉRÉ a noté l'épilepsie spontanée. GOTTLIEB aurait obtenu des convulsions épileptiques à l'aide de la picrotoxine.

Le cerveau du lapin étant dépourvu de circonvolutions, il est difficile de définir exactement les points irrités.

Une scissure peu profonde qui court parallèlement à la scissure longitudinale peut être considérée comme analogue à celle qui définit la circonvolution externe supérieure chez le chien. La position de la scissure de Sylvius est indiquée par une légère dépression entre le lobe frontal étroit et le large lobe postérieur de l'extrémité inférieure duquel on voit sortir le tractus olfactif.

Ferrier a obtenu les localisations suivantes en excitant les diverses régions des hémisphères.

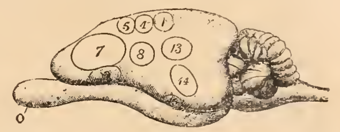


Fig. 16. — Hémisphère gauche du cerveau du lapin. *O*, bulbe olfactif; *X*, sillon parallèle.

1, Point situé à l'extrémité antérieure de la scissure peu profonde, parallèle à la scissure longitudinale. Le membre postérieur opposé s'avance et se met en extension.

4, Rétraction avec adduction du membre antérieur opposé.

5, Élévation de l'épaule et extension du membre antérieur en avant.

7, Sur une grande étendue de la face frontale de l'hémisphère : Rétraction et élévation de l'angle de la bouche.

8, Occlusion de l'œil opposé avec élévation de la joue et de l'angle de la bouche.

9, Sur la face orbitaire de la région frontale : Ouverture de la bouche avec mouvements de la langue.

13, Sur la région pariétale : Mouvement en avant de l'œil opposé et parfois rotation de la tête du côté opposé.

14, Rétraction subite et élévation ou dressement de l'oreille opposée.

15, Torsion ou occlusion de la narine, généralement des deux côtés.

L'excitation des autres parties ne donne pas de résultats bien définis.

Pendant les 48 heures qui suivent la naissance, le cerveau est inexcitable. Les mouvements des yeux par excitation du lobe occipital n'apparaissent qu'au 15e jour (Steiner); les lapins ont les yeux ouverts auparavant, mais ne suivent pas les objets du regard.

Steiner a obtenu des mouvements de l'oreille opposée en excitant le point le plus bas du lobe temporal.

Fustner a noté que les mouvements de la mastication sont faciles à obtenir en excitant une zone relativement large du cerveau.

Enfin l'excitation de la base du cerveau produit (Danilewski, Bochefontaine) l'accélération de la respiration, et l'excitation de la racine du *Tractus olfactorius* un allongement et un arrêt respiratoire.

Enveloppes du cerveau et de la moelle. — Elles sont minces, notamment la pie-mère.

Évacuation du liquide cérébro-spinal. — Incision de la peau dans la ligne médiane de la nuque en s'éloignant de la protubérance occipitale externe; le ligament obturé postérieur est incisé; on introduit alors un tube fin dans le 4e ventricule, on aspire le liquide cérébro-spinal.

La pression moyenne dans l'espace sous-dural s'élève de 20-40 millimètres d'eau avec des oscillations respiratoires de 2 à 5 millimètres, des oscillations circulatoires de 0mm,5 à 1 millimètre.

Nerfs craniens. — Nerf olfactif. — Du lobe olfactif partent de nombreux rameaux (avec des branches de l'artère ethmoïdale postérieure), pour se rendre dans les cellules nasales. Sur la cloison médiane de la cavité du nez, se trouve un rameau supérieur du nerf olfactif : au-dessus un rameau se rend à l'organe de Jacobson.

Suivant Luciani, la circonvolution de l'hippocampe et la corne d'Ammon sont les centres du sens de l'olfaction ; en excitant cette région on obtient en outre l'occlusion de la narine du même côté.

Nerf optique. — Le nerf optique chemine vers le trou optique en compagnie du nerf homonyme; il aboutit à l'œil non loin de son axe optique.

Section du chiasma (procédé de Magendie). On fait un trou à la partie antérieure et moyenne du crâne; on introduit dans la direction de la scissure interlobaire un bistouri à lame mince bien tranchant, jusqu'à ce que l'on soit arrivé au plan osseux sur lequel

repose le chiasma. Arrivé là, par un mouvement en avant on le sectionne. Il faut que l'instrument ne s'écarte pas de la ligne médiane.

Section des nerfs optiques dans le crâne (procédé de MAGENDIE). On perfore le crâne à sa partie moyenne immédiatement au-dessus des sommets des orbites : on introduit par cette ouverture une aiguille recourbée par la pointe, dans la fosse sphénoïdale, et, l'inclinant de côté, on accroche le nerf et on le coupe.

On peut donc sectionner le nerf dans le crâne; mais l'opération, analogue à la section du trijumeau, est difficile.

Nerf acoustique. — Naît sur la face latérale du bulbe, est en rapport avec le facial avec lequel il s'anastomose.

Nerf glosso-pharyngien. — Naît du bulbe, passe à travers le trou déchiré postérieur, fournit sur son trajet le ganglion pétreux, envoie une branche au rameau auriculaire du vague, laisse le nerf tympanique, devant la fenêtre ovale envoie un rameau au plexus carotidien interne et se termine dans le ganglion otique.

Son excitation provoque la toux chez le lapin.

VINTSCHGAU et HÖNIGSCHMIED ont vu que, peu de mois après la section du glosso-pharyngien chez le lapin, les bulbes gustatifs disparaissent complètement du côté lésé.

Les bulbes du goût sont logés à l'intérieur des parties foliacées de la membrane muqueuse, appelées papilles foliées et placées de chaque côté de la racine de la langue.

Nerf facial. — Prend naissance à la partie supérieure du bulbe, au niveau du pont de VAROLE, avec le nerf accoustique il se rend au conduit auditif interne, passe à travers l'aqueduc de FALLOPE, forme le ganglion géniculé (qui donne le grand nerf pétreux superficiel), donne un rameau pour le muscle de l'étrier, laisse échapper la corde du tympan, reçoit une anastomose du rameau auriculaire du vague, sort du trou stylo-mastoïdien; puis il donne un certain nombre de rameaux, auriculaire, profond antérieur, temporal, etc.

Le facial possède la sensibilité récurrente; le spinal, également.

L'arrachement du facial produit des mouvements de manège du côté lésé; l'arrachement des deux spinaux provoque la mort (MAGRON et BROWN-SÉQUARD, *B. B.*, 1849).

Nerf trijumeau. — Le trijumeau est extraordinairement développé; il naît sur la paroi latérale du pédoncule cérébelleux supérieur. Sa portion majeure et sa portion mineure sont couvertes par la dure-mère jusqu'au ganglion de GASSER situé sur la partie latérale du sinus caverneux; sous le ganglion de GASSER et le nerf maxillaire inférieur se dissimule la branche mineure; des ganglions sortent les nerfs ophtalmique, maxillaire supérieur et inférieur; la branche mineure s'anastomose avec le nerf maxillaire inférieur.

Il est probable que le nerf trijumeau renferme des fibres trophiques, la section dans le crâne du trijumeau amène, après 6 à 8 jours, l'inflammation, l'altération de la cornée et finalement la destruction de l'œil.

La section du trijumeau rend l'œil entièrement insensible. Les poussières et le mucus ne sont plus enlevés par le clignotement; la sécrétion réflexe des larmes est aussi abolie. SNELLEN (1857) en rabattant au-devant de l'œil du lapin l'oreille externe, dont la sensibilité tactile le protégeait en lui permettant d'éviter les injures extérieures, constata que l'inflammation de l'œil ne survient que beaucoup plus tard. MEISSNER et BUTTNER l'empêchèrent aussi en fixant un verre de montre au-devant de l'œil.

La section du trijumeau provoque tous les degrés possibles de l'inflammation de la membrane muqueuse de la caisse du tympan (BERTHOLD et GRÜNHAGEN).

Section du tronc des trijumeaux. — MAGENDIE se servait d'une sorte de crochet cunéiforme tranchant. On peut faire usage de divers instruments, adaptés à ce rôle.

Le corps de l'animal étant maintenu par un aide, on tient solidement de la main gauche la tête du lapin, sentant avec le doigt un tubercule placé immédiatement au-devant de l'oreille et qui est constitué par le condyle de la mâchoire inférieure. En arrière de ce tubercule on trouve une portion osseuse dure qui est l'origine du conduit auditif.

On pique avec l'instrument tenu de la main droite, et dont le tranchant est dirigé en avant, immédiatement en arrière du bord supérieur du tubercule condylien, en diri-

geant la pointe de l'instrument un peu en avant, pour éviter de tomber dans l'épaisseur même du rocher et parvenir plus facilement dans la fosse temporale moyenne; on incline en même temps un peu en haut, afin de ne pas glisser dans la fosse zygomatique en manquant d'entrer ainsi dans le crâne.

Aussitôt que l'instrument a pénétré dans le crâne, on cesse de le pousser et on le dirige aussitôt en bas et en arrière en faisant glisser son dos contre la face antérieure du rocher qui doit servir de guide dans l'opération.

Ce point de repère étant trouvé, on pousse l'instrument sur cette face du rocher en suivant son bord inférieur et procédant graduellement en enfonçant l'instrument et appuyant sur l'os dont la résistance est facile à reconnaître. Mais bientôt on sent que la résistance cesse; on est alors sur la Ve paire, et l'animal pousse des cris.

On tourne alors l'instrument de façon à le diriger en arrière et en bas, en même temps qu'on appuie dans le même sens pour opérer la section du nerf immédiatement à son passage sur l'extrémité du rocher, en arrière du ganglion de Gasser, ou tout au moins sur le ganglion.

On ramène l'instrument en appuyant sur l'os, de manière à bien achever la section du tronc de la Ve paire, puis on le retire en lui faisant parcourir le même trajet sur la face antérieure du rocher en sortant qu'en entrant.

L'accident à redouter est la section de la carotide ou la lésion du sinus caverneux. (Livon).

Nerf moteur oculaire commun. — Il naît au niveau du pédoncule cérébral, à la partie supérieure du pont de Varole.

Section intra-cranienne (Procédé de Valentin). On agit comme pour le trijumeau, mais, dès que l'on arrive sur le corps du sphénoïde, on abaisse le manche de l'instrument, et, en poussant un peu le neurotome, on sectionne le nerf; généralement on blesse la carotide interne, d'où hémorragie.

Arrachement. — On se sert d'un petit crochet mousse monté sur un manche assez long : la tête du lapin est maintenue avec la main gauche pendant que le corps de l'animal est immobilisé. On prend pour point de repère l'angle de la mâchoire inférieure. On enfonce l'instrument derrière le condyle et l'on pénètre dans le crâne par la ase en poussant l'instrument de bas en haut; on arrive directement sur la selle turcique, à l'angle de laquelle passe le nerf que l'on attache avec le crochet (Livon).

Nerf vague. — Il naît par 5 ou 6 racines de l'aile grise sur le plancher du IVe ventricule; après un parcours de 2 mm., ses racines s'unissent en un tronc au niveau du trou déchiré postérieur. Des racines postérieures s'échappe le rameau auriculaire. On remarque les ganglions jugulaires. Il donne ensuite naissance à un plexus ganglionnaire.

A la hauteur de la bifurcation de la carotide primitive s'échappe le nerf laryngé supérieur et le rameau cardiaque, avec quelques rameaux pharyngiens: il chemine du cou à la partie postéro-latérale de la carotide primitive et se rend à la partie supérieure de la cage thoracique.

Au niveau de la partie inférieure de la carotide primitive il donne naissance au laryngé inférieur ou récurrent, envoie une forte anastomose au vague gauche et se termine derrière l'estomac.

Le vague gauche donne, au niveau de l'extrémité de l'arc aortique, naissance au nerf laryngé inférieur, il passe devant l'aorte thoracique, donne des rameaux préliminaires et œsophagiens; il se termine sur la paroi antérieure de l'estomac.

Le laryngé supérieur contribue au réflexe de la déglutition en innervant la muqueuse recouvrant l'épiglotte, les replis aryténoïdes, et celle qui tapisse la glotte; par ses rameaux sensitifs, le récurrent contribue à la déglutition.

Exner a trouvé chez le lapin un nerf laryngé moyen, branche du rameau pharyngien du vague.

La section du laryngé inférieur est sans danger chez le lapin (Nagel).

Nerf spinal. — Il naît par environ 10 racines, du bulbe et de la moelle, jusqu'au niveau de la Ve paire cervicale. Ses racines bulbaires sont minces; il chemine dans le canal vertébral sur les parois de la moelle, il pénètre à travers le trou occipital dans la cavité cranienne; il se met en rapport avec le vague, passe derrière celui-ci à travers le trou déchiré postérieur.

Arrachement extra-cranien — (Procédé de Cl. Bernard). Le lapin est fixé sur le dos, après anesthésie, la tête dans l'extension et un peu tournée du côté opposé à celui sur

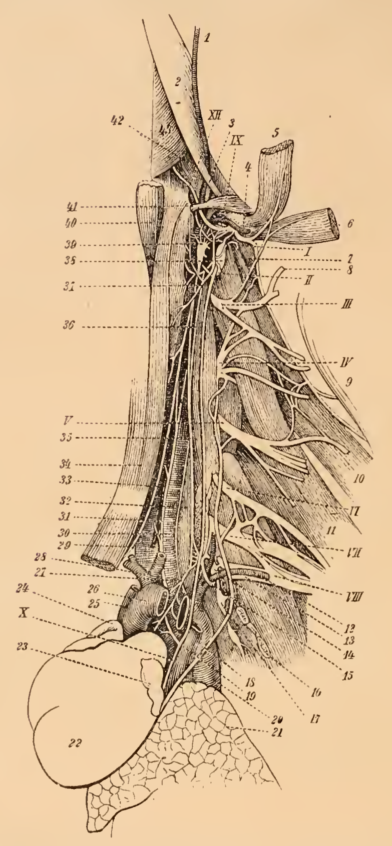


Fig. 17. — Région antérieure du cou, d'après Schneider. 1. artère maxillaire externe ; 2, muscle mandibulé ; XII, nerf hypoglosse ; 3, origine du muscle mandibulé ; IX, nerf glosso-pharyngien ; 4, artère occipitale ; 5, extrémité supérieure du muscle sternomastoïdien ; 6, extrémité supérieure du muscle cléidomastoïdien ; IN, 1re paire cervicale ; 7, muscle droit de la tête ; 8, nerf grand auriculaire ; II, 2e paire cervicale ; III, 3e paire cervicale ; IV, 4e paire cervicale ; 9, bord du muscle cucullaire ; 10, muscle grand élévateur de l'épaule ; VI, 6e paire cervicale ; 11, muscle basiohuméral ; VII, 7e paire cervicale ; VIII, 8e paire cervicale ; 12, artère sous-clavière gauche ; 13, nerf premier dorsal ; 14, ganglion cervical inférieur ; 15, anse sous-clavière ; 16, 3e côte ; 17, premier ganglion dorsal ; 18, nerf phrénique ; 19, veine cave supérieure gauche ; 20, aorte thoracique descendante ; 21, poumon gauche ; 22, ventricule gauche du cœur ; 23, oreillette gauche ; X, nerf vague ; 24, oreillette droite ; 25, veine cave supérieure droite ; 26, aorte ascendante ; 27, rameaux cardiaques du ganglion cervical inférieur ; 28, tronc anonyme ; 29, œsophage ; 30, trachée ; 31, nerf laryngé inférieur ; 32, muscle long du cou ; 33, veine thyroïdienne inférienre ; 34, muscle sternohyoïdien ; 35, nerf sympathique ; V, 5e paire cervicale ; 36, rameau cardiaque du vague (nerf dépresseur) ; 37, rameau descendant du nerf hypoglosse ; 38, plexus ganglionnaire du vague ; 39, ganglion cervical supérieur ; 40, membrane thyrohyoïdienne ; 41, grande corne de l'os hyoïde ; 42, muscle styloglosse ; 43, muscle mylohyoïdien.

lequel on opère ; les poils de la région latérale du cou et de la région parotidienne étant coupés, au moyen d'une incision étendue de l'apophyse mastoïde jusqu'un peu au-dessous de l'apophyse transverse de l'atlas, on découvre la branche externe du spinal,

dans le point où elle se dégage en arrière du muscle sterno-mastoïdien. Avec une petite érigne on fait soulever par un aide la partie supérieure du muscle sterno-mastoïdien que l'on tire un peu en dedans; disséquant alors la branche externe du spinal, on s'en sert comme d'un guide pour parvenir jusqu'au trou déchiré postérieur.

Quand on est arrivé au muscle sterno-mastoïdien entre les faisceaux duquel il faut suivre le spinal, on arrive vers la partie antérieure de la colonne vertébrale, et, en remontant pour se diriger vers le trou déchiré postérieur, on aperçoit bientôt le nerf hypoglosse qui vient traverser la direction du nerf vague.

C'est en ce point que la branche anastomotique interne se détache du spinal pour se porter dans le tronc du pneumogastrique; à l'aide de pinces spéciales on saisit cette branche en même temps que la branche externe du spinal, puis on exécute sur la totalité du nerf une traction ferme et continue; bientôt on sent une sorte de craquement, le nerf cède, et on ramène au bout des pinces la portion intra-cranienne du nerf spinal.

Nerf hypoglosse. — Naît sur la paroi latérale des pyramides antérieures par plusieurs rameaux qui, réunis en deux troncs, pénètrent dans le crâne par les trous condyliens supérieur et inférieur; il donne une branche au ganglion cervical supérieur qui contient des rameaux pour l'iris,

Sympathique. — Sympathique cervical. — C'est sur le lapin de pelage blanc, en particulier, que les effets de la section du grand sympathique *cervical* sont le plus aisés à observer.

Après section, parallèlement à la constriction pupillaire (Pourflour du Petit), les effets suivants sont à observer du même côté : l'ouverture palpébrale se resserre; le globe de l'œil se rétracte vers le fond de l'orbite; la troisième paupière fait saillie, la température de la peau et du cerveau augmentent, en même temps que la circulation est plus active.

A noter aussi l'inflammation de la conjonctive oculaire et l'opacité du cristallin.

L'excitation du nerf produit des effets diamétralement opposés (Brown-Séquard, 1852). Artl a indiqué que, chez le lapin, il s'écoulait 0 seconde, 89, depuis le moment de l'excitation du sympathique jusqu'à la dilatation pupillaire.

Après section particulièrement du côté de l'oreille, on voit les artères et veines augmentées de volume et distendues par le sang : les petits vaisseaux sont apparents; cette congestion persiste et est due à la suppression de l'action du sympathique sur les vaisseaux auriculaires (Cl. Bernard).

Recherche du ganglion cervical supérieur. — On cherche l'angle de la mâchoire inférieure et l'apophyse transverse de l'atlas, et entre ces deux tubérosités on fait une incision longitudinale. On évite avec soin la jugulaire que l'on repousse en avant; puis, en disséquant avec la pointe mousse de la sonde cannelée, on aperçoit bientôt un peu plus profondément l'artère carotide et le vague, entre lesquels se trouve placé le ganglion cervical supérieur, au-dessus de l'angle de l'hypoglosse.

Sympathique thoracique. — L'excitation du grand sympathique thoracique dans sa partie supérieure fait dilater au maximum les vaisseaux du pavillon de l'oreille; le point à partir duquel se produit cette inversion est marqué par la présence des ganglions de la base du cerveau (Dastre et Morat). Cette expérience est le point de départ de la conception de Dastre et Morat touchant les relations du système vaso-moteur et du système sympathique; les éléments constricteurs et dilatateurs (moteurs et inhibiteurs) naissent des centres bulbo-médullaires en nombre sensiblement égal, avec tendance des dilatateurs à prédominer à l'origine: ces derniers se terminent et s'épuisent graduellement le long des relais ganglionnaires situés sur la chaîne sympathique ou ses branches; plus on se rapproche des origines médullaires, plus les effets dilatateurs prédominent; plus on s'en éloigne, plus les constricteurs ont le champ libre: il y a un effet vaso-moteur inverse en amont ou en aval des ganglions.

Vaso-moteurs. — Depuis les premières recherches de Cl. Bernard sur l'existence dans le sympathique cervical de fibres vaso-motrices pour les régions superficielles du crâne, ainsi que pour le cerveau et la cavité cranienne, de nombreux travaux ont été entrepris sur ce sujet. Les résultats ont été contradictoires. On en trouve l'exposé dans un travail de F. de Marchis (*Archivio di Fisiologia*, II, 206-216).

Cet auteur, dans des recherches personnelles, confirme d'ailleurs l'observation de Cavazzani. Si chez un lapin on ligature successivement et à peu d'intervalle les deux carotides, on n'observe pas d'anémie cérébrale, ni d'asphyxie, tant qu'on respecte le sympathique cervical; si tout d'abord on sectionne tous les filets de ce dernier, la ligature de la deuxième carotide, faite ensuite, amène fréquemment des phénomènes indiquant une altération des centres nerveux.

Langley a trouvé l'origine des vaso-constricteurs de la tête dans la moelle dorsale (IIe à VIIIe).

Les vaso-constricteurs des vaisseaux de la rétine proviennent du sympathique cervical.

Les vaso-moteurs de l'oreille du lapin viennent de la IIIe paire cervicale, ils suivent

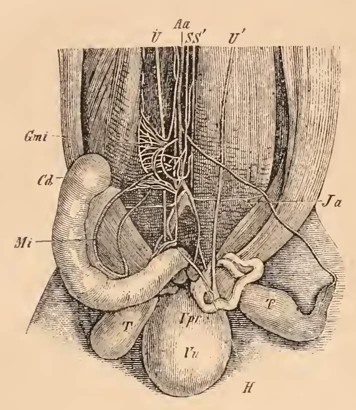


Fig. 18. — *Nn*, nerfs sympathiques dans la cavité abdominale; *Vu*, vessie; *Vpr*, corne de la vésicule prostatique; *Cd*, côlon descendant; *UU'*, uretères droit et gauche; *Aa*, aorte abdominale; *SS'*, nerfs sympathiques droit et gauche; *Ja*, artère iléolombaire gauche; *Mi*, artère mésentérique inférieure; *Gmi*, ganglion mésentérique inférieur; *H*, terminaison du nerf hypogastrique.

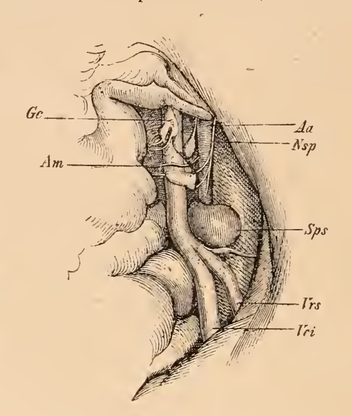


Fig. 19. — Nerf splanchnique et ganglion cœliaque; *Aa*, aorte descendante abdominale; *Nsp*, nerf splanchnique gauche; *Sps*, surrénale gauche; *Vrs*, veine rénale gauche; *Vci*, veine cave inférieure; *Am*, artère mésentérique supérieure; *Gc*, ganglion cœliaque supérieur.

le trajet du nerf vertébral. Leur excitation provoque la contraction des vaisseaux, surtout de la pointe de l'oreille, bien que cependant la contraction s'étende à une distance variable près de la base (Fletcher, *J. of Phys.*, 1898).

D'après Bradford et Dean, le vague contient des vaso-moteurs destinés au poumon.

Les vaso-dilatateurs des organes génitaux externes et de la muqueuse anale sortent, distincts des constricteurs, de la IIe à la IVe racine sacrée.

Sympathique abdominal. — *Nerf splanchnique.* Commence dans la cavité thoracique au niveau du huitième et du dixième ganglion dorsal; il reçoit des rameaux des neuvième, onzième et douzième ganglions dorsaux; le splanchnique droit traverse l'insertion lombaire du diaphragme, pénètre dans la cavité abdominale à droite de l'aorte; le gauche, à gauche de cette artère. Le splanchnique droit passe devant la capsule surrénale droite, et se rend à l'extrémité droite du ganglion cœliaque supérieur; le gauche a un trajet analogue.

Puis le splanchnique se divise en deux ou trois rameaux, dont l'un, postérieur, se rend au plexus rénal. Ce rameau représente le petit nerf splanchnique de l'homme, qui fait défaut chez le lapin.

XIV. ORGANES DES SENS.

Cavité nasale. — La cavité nasale est vaste, renfermant des divisions nombreuses communiquant entre elles, et dépouillées de muqueuse. Les sinus sont peu développés.

Deux conduits naso-palatins remplissent le foramen incisif, et mettent en communication les cavités nasale et buccale. Ils débouchent au palais derrière les petites incisives supérieures.

L'organe de Jacobson présente un tube cartilagineux étroit, privé de muqueuse olfactive.

Œil. — Les yeux sont dirigés latéralement. Le globe oculaire est relativement grand : son poids, $2^{gr},46$, s'élève à plus d'un tiers de celui du bulbe de l'homme, alors que les poids totaux des deux corps sont dans le rapport de 1 à 30. La cornée est vaste : son diamètre, relativement à celui du bulbe, est à peu près dans le rapport de 5 à 6 (chez l'homme, la proportion est de 2 à 1); elle mesure $13^{mm},5$ de haut et 15 millimètres de large. La sclérotique est mince. La membrane de Descemet a $0^{mm},026$ d'épaisseur. La choroïde est brunâtre. Le corps ciliaire frêle a $1^{mm},2$-$1^{mm},6$ de largeur. Il renferme du pigment, sauf chez l'albinos. Le muscle ciliaire a 1 millimètre de long.

L'iris est brun. Chez l'animal vivant, la pupille peut mesurer $4^{mm},8$ horizontalement, et $5^{mm},9$ verticalement.

Après excitation électrique du sympathique du cou, la pupille se dilate jusqu'à $10^{mm},8$ ou $11^{mm},3$.

La rétine renferme des fibres à myéline. Le cristallin possède un axe de 11 millimètres de long; les faces antérieure et postérieure sont recourbées suivant un rayon de 14 millimètres; par contre, chez les lapins de petite taille, on a trouvé un diamètre de 10 millimètres, un axe de $8^{mm},1$; le rayon de courbure de la face antérieure étant de 6 millimètres, celui de la face postérieure de $5^{mm},2$. Le poids spécifique est de 1,1232.

Corps vitré. Son index de réfraction s'élève à 1,33471.

Les muscles de l'œil sont au nombre de neuf; ce sont : les muscles orbiculaires de l'œil, élévateur de la paupière supérieure; supérieur, inférieur, antérieur, postérieur de l'œil, droit supérieur de l'œil, oblique, inférieur et rétracteur du bulbe.

Glande lacrymale. — La glande lacrymale est arrondie irrégulièrement; elle pèse $0^{gr},05$; elle se trouve située à l'angle temporal de l'œil, devant la paroi temporale de l'orbite.

Les voies lacrymales ne présentent qu'un seul petit canal lacrymal inférieur, dont l'ouverture, facile à voir, est entourée d'un anneau cartilagineux. Le conduit naso-lacrymal est relativement long.

La glande de Harder se trouve à l'angle nasal de l'œil, au milieu du bord postéro-latéral de l'os maxillaire supérieur; elle mesure 2 centimètres de long, $1^{m},5$ de large, et 9 millimètres d'épaisseur. Elle pèse $0^{gr},6$.

L'humeur que sécrète la glande de Harder est épaisse et blanchâtre, et versée par un ou deux orifices dans la troisième paupière; elle a pour usage de favoriser le mouvement de cet organe sur la surface de l'œil et des paupières proprement dites.

Oreille. — L'oreille externe possède vingt muscles particuliers; les cartilages ont une disposition complexe. La conque est très grande. Dans la moitié supérieure, elle affecte la forme d'une feuille légèrement concave, dont le cartilage est mince.

Pas d'anthélix. Ce n'est que dans la moitié inférieure qu'existe l'hélix. Le tragus a la forme d'un demi-tube avec quatre cornes. A noter l'existence du *scutulum*, plaque cartilagineuse reposant sur le crâne, dans la région médiane.

Les nerfs sensibles sont : les rameaux auriculaires du vague, du nerf auriculo-temporal, le nerf petit occipital, et le nerf grand auriculaire, qui vient du plexus cervical.

Muscles de l'oreille externe. — *De la tête au scutulum :* Muscle intermédiaire du scutulum, muscle fronto-scutulaire, muscle cervico-scutulaire.

Du scutulum aux cartilages de l'oreille : Muscle scutulo-auriculaire supérieur antérieur. Muscle scutulo-auriculaire supérieur postérieur. Muscle scutulo-auriculaire inférieur.

De la tête aux cartilages de l'oreille : Muscle parotido-auriculaire antérieur, muscle parotido-auriculaire postérieur, muscle maxillo-auriculaire, muscle temporo-auriculaire, muscle cervico-auriculaire, muscle vertico-auriculaire, muscle occipito-auriculaire, muscle hélico-auriculaire.

Muscles reliant les diverses parties des cartilages de l'oreille : Muscle transverse de l'oreille, muscle grand du tragus, muscle petit du tragus, muscle moyen du tragus, muscle supérieur de l'hélix, muscle inférieur de l'hélix.

Action de ces muscles. — Les nerfs moteurs viennent du facial. Les muscles transverses grand, petit et moyen du tragus étendent l'oreille.

Les muscles scutulo-auriculaire supérieur, antérieur et postérieur, et le scutulo-auriculaire inférieur fixent l'oreille sur le scutulum, quand elle est relevée.

Les muscles intermédiaires du scutulum, fronto-scutulaire, maxillo-auriculaire et temporo-auriculaire redressent les oreilles, tournant leurs faces latérales en avant.

Les muscles cervico-scutulaire, cervico-auriculaire, vertico-auriculaire, occipito-auriculaire et hélico-occipital ramènent l'oreille en arrière.

Les muscles parotido-auriculaire antérieur et postérieur ramènent l'oreille en bas.

L'appointement des oreilles et l'extension de la conque sont le résultat de la contraction simultanée de tous les muscles.

Quand leur jeu cesse, les oreilles s'abaissent.

Oreille moyenne. — La caisse du tympan présente une ampoule osseuse, *Bulla tympani,* qui donne l'impression d'un appareil de résonance. Au-dessus, se trouve une cavité secondaire qui correspondrait aux cellules mastoïdiennes de l'homme. Les muscles du marteau et de l'étrier sont fortement développés. Le premier se rend, à travers une fente particulière séparée de la trompe d'Eustache, débouchant de l'aile musculaire.

Le manubrium du marteau est en forme de sabre. La membrane du tympan est ovale, verticale, légèrement inclinée en avant.

Le facial court à travers un demi-canal.

Oreille interne. — Dans l'oreille interne, la fenêtre vestibulaire est arrondie ; la fenêtre cochléaire est allongée. Les canaux semi-circulaires du labyrinthe reposent librement ; ils sont contigus à la fosse mastoïdienne de l'os temporal, où se trouve le *flocculus cerebelli.* L'aqueduc cochléaire est court et large ; l'aqueduc du vestibule long et étroit.

JEAN GAUTRELET.

LAPPACONITINE

LAPPACONITINE ($C^{34}H^{48}N^2O^8$). — Alcaloïde très toxique, isolé par Rosendhal (1896), et extrait de l'*Aconitum septentrionale.*

LARIXINIQUE (Acide)

LARIXINIQUE (Acide) — ($C^{10}H^{10}O^5$). Acide isomère de l'acide opianique qu'on extrait de l'écorce de mélèze (*Pinus larix*).

LARYNGÉS (Nerfs).

SOMMAIRE. — **Anatomie.** — *Distribution périphérique.* — *Origines centrales.* — **Physiologie.** — *Vivisections.* — **Fonctions des nerfs laryngés.** — **Phénomènes locaux.** — *Sensibilité.* — *Motricité.* — *Vaso-motricité.* — *Sécrétions.* — *Trophisme.* — **Phénomènes généraux.** — *Action sur la respiration.* — *Action sur la circulation : cœur, vaisseaux.* — *Action sur les sécrétions internes.* — **Bibliographie.**

Les nerfs laryngés constituent des branches collatérales du pneumogastrique. Naissant de sa portion cervicale et thoracique, ils sont au nombre de trois de chaque côté.

1° Le laryngé supérieur ; 2° Le laryngé moyen ; 3° Le laryngé inférieur ou récurrent.

Il est indispensable d'envisager d'abord la partie anatomique : distribution périphérique et origines centrales, pour bien se rendre compte du rôle physiologique.

ANATOMIE.

Distribution périphérique. — **Laryngé supérieur.** — Ce nerf devient apparent à la partie inférieure et interne du ganglion plexiforme du pneumogastrique. Il est situé plus bas et plus profondément que les nerfs lingual, glosso-pharyngien et grand hypo-

glosse. Il se porte d'abord en bas et en dedans sur les côtés du pharynx, en décrivant une courbe à concavité dirigée en avant et en haut, il passe obliquement sur la face interne des carotides et, arrivé près de l'os hyoïde, contre le pharynx, il se divise en deux branches, l'une externe ou inférieure, l'autre interne ou supérieure.

La branche externe ou inférieure descend sur la face externe du pharynx, se dirigeant obliquement en bas et en avant, passant entre le corps thyroïde et le constricteur inférieur du pharynx et va innerver le muscle crico-thyroïdien. Après avoir fourni les rameaux à ce muscle, elle perfore la membrane crico-thyroïdienne et va se distribuer en petits rameaux terminaux à la muqueuse de la portion sous-glottique du larynx, ainsi qu'à la muqueuse du ventricule.

« Dans son trajet descendant, le nerf laryngé externe envoie quelques filets très déliés au corps thyroïde, et au constricteur inférieur du pharynx et contracte avec le grand sympathique, sur la face externe de ce dernier muscle, quelques anastomoses dont l'ensemble, plus ou moins complexe, constitue le plexus de Haller (Testut). »

D'après Exner, le muscle crico-thyroïdien ne serait pas le seul muscle innervé par le laryngé supérieur. Ce nerf, en même temps que le laryngé inférieur, innerverait les muscles ary-aryténoïdien, crico-aryténoïdiens latéral et postérieur et thyro-ary-épiglottique.

La branche laryngée interne ou supérieure suit un trajet à peu près horizontal, continuant la direction du laryngé supérieur. Tout d'abord, elle est située sur le constricteur inférieur du pharynx, ensuite, accompagnée de l'artère laryngée supérieure, elle marche parallèlement à la grande corne de l'os hyoïde, entre le muscle thyro-hyoïdien, qui est en avant, et la membrane thyro-hyoïdienne, qui est en arrière, perfore cette membrane et arrive dans l'épaisseur des replis aryténo-épiglottiques où elle se résout en branches terminales, que l'on peut distinguer en antérieures ou épiglottiques, en moyennes ou laryngiennes et en postérieures ou pharyngiennes, suivant leur direction.

Les antérieures se distribuent à la muqueuse des deux faces de l'épiglotte, ainsi qu'à une petite portion de la muqueuse linguale; les moyennes se ramifient dans les replis aryténo-épiglottiques et dans la muqueuse qui tapisse la portion sus-glottique du larynx; les postérieures se perdent dans la portion de la muqueuse pharyngienne qui recouvre la face postérieure du larynx.

Parmi ces filets, il en est un plus long que les autres, qui se porte verticalement en bas, entre la muqueuse et le muscle crico-aryténoïdien postérieur et vient s'anastomoser avec un filet ascendant du laryngé inférieur; cette anastomose, qui réunit le laryngé supérieur au laryngé inférieur, constitue l'anse nerveuse de Galien.

En résumé, cette branche innerve la muqueuse de toute la partie sus-glottique du larynx.

Il est bon de signaler, comme anomalie, que Cruveilhier a vu le laryngé supérieur naître par deux racines, dont la principale venait du pneumogastrique, et dont l'autre, très grêle, venait du glosso-pharyngien. Il a vu aussi le laryngé externe du laryngé supérieur, naître directement du pneumogastrique lui-même.

Laryngé moyen. — Ce filet nerveux qu'Exner le premier a décrit chez le lapin et le chien, constitue une branche du rameau pharyngien du pneumogastrique et va gagner le muscle crico-thyroïdien. Exner l'a décrit comme étant un filet moteur accessoire du muscle crico-thyroïdien.

Pour Onodi, ce rameau nerveux ne serait autre chose qu'une réunion de fibres détachées de la branche externe du laryngé supérieur, pénétrant dans le rameau pharyngien du pneumogastrique, qu'elles abandonnent ensuite pour atteindre le muscle crico-thyroïdien.

Ch. Livon, qui en a repris l'étude sur le chien, le décrit comme un filet distinct, qui naît du plexus pharyngien du pneumogastrique, et qui se dirige en haut et en dedans, pour venir gagner la branche externe motrice du laryngé supérieur, avec laquelle il s'anastomose, au moment où cette branche forme un coude à convexité inférieure pour gagner le muscle crico-thyroïdien.

Laryngé inférieur ou récurrent. — Ce nerf se sépare du tronc du pneumogastrique dans la partie supérieure de la cavité thoracique, pour remonter ensuite vers le larynx,

d'où son nom de récurrent. Ses origines diffèrent suivant qu'on les étudie du côté droit ou du côté gauche, comme du reste le tronc du pneumogastrique lui-même, dont le trajet et les rapports ne sont pas identiques de chaque côté, dans cette région.

Le laryngé inférieur *droit* provient du pneumogastrique droit qui croise la face antérieure de la sous-clavière. Il quitte son tronc d'origine au niveau de la portion inférieure de l'artère sous-clavière, et se dirige un peu en arrière et en dedans pour contourner la face inférieure de cette artère en formant une anse, puis il se dirige en haut, passe sur la face postérieure de l'artère et s'appliquant sur la partie latérale droite de l'œsophage, remonte directement vers le larynx, perfore le muscle constricteur inférieur du pharynx et se loge à la face postérieure du larynx dans la gouttière formée par le cartilage thyroïde et le cartilage cricoïde et vient par ses branches terminales innerver tous les muscles intrinsèques du larynx à l'exception du muscle crico-thyroïdien.

Le laryngé inférieur *gauche* se sépare du pneumogastrique au niveau de la face antérieure et du bord inférieur de la crosse de l'aorte à un niveau plus bas que celui de l'origine du laryngé du côté opposé, ce qui fait qu'il est plus long que celui du côté droit. Il se dirige en dedans et en arrière, embrasse la crosse de l'aorte dans une courbe à concavité supérieure, puis comme celui du côté opposé, remonte vers le larynx en se plaçant dans cette espèce de gouttière que forme l'œsophage en s'adossant à la trachée. A la partie supérieure, quand il atteint le larynx, il se comporte comme son congénère.

D'après Chaput, le récurrent gauche chez le fœtus n'embrasse pas l'aorte par sa concavité, mais le côté inférieur du canal artériel.

Pendant ce long trajet récurrent, de la partie supérieure du thorax au larynx, chaque nerf laryngé inférieur donne naissance à de nombreuses branches collatérales qui sont :

a) Des filets cardiaques, variables comme nombre, qui se détachent du nerf au moment où il contourne la face inférieure du vaisseau artériel. Ces filets vont se perdre dans le plexus cardiaque à la base du cœur; ils s'unissent aux filets cardiaques cervicaux du pneumogastrique et du grand sympathique.

Comme le fait remarquer Cruveilhier, il est important de noter la connexion intime qui existe entre les nerfs récurrents et les nerfs cardiaques. On voit presque toujours des anastomoses très considérables entre les nerfs cardiaques supérieur, moyen et inférieur et le nerf récurrent. Quelquefois même ce nerf est l'aboutissant des nerfs cardiaques supérieur et moyen, et le point de départ du nerf cardiaque inférieur. Les anastomoses entre les nerfs récurrents et les nerfs cardiaques constituent quelquefois un véritable plexus.

b) Des filets anastomotiques avec le ganglion cervical inférieur du sympathique (Van Gehuchten).

c) Des filets œsophagiens, qui sont plus nombreux à gauche qu'à droite, ce qui amène un amoindrissement plus marqué du récurrent gauche lorsqu'il arrive au larynx. Ces filets sont destinés, les uns à la tunique musculeuse, les autres à la muqueuse de l'œsophage, dans lesquelles on peut suivre leur terminaison.

d) Des filets trachéens qui vont principalement à la paroi postérieure ou membraneuse de ce conduit et se distribuent également à sa couche muqueuse et à sa couche musculeuse.

e) Des filets pharyngiens (un ou deux seulement) qui sont spécialement destinés au muscle constricteur inférieur du pharynx.

f) Enfin les filets terminaux dont l'épanouissement se fait dans le voisinage du cartilage cricoïde. Ces filets au nombre de cinq sont tous destinés aux muscles intrinsèques du larynx, à l'exception d'un seul qui se porte directement vers la partie supérieure, pour gagner un filet descendant du laryngé supérieur, s'anastomoser avec lui pour former l'anse de Galien, dont il a été question à propos du laryngé supérieur.

Les filets musculaires sont les suivants :

Le nerf du crico-aryténoïdien postérieur, oblique en haut et en dedans, s'enfonce dans l'épaisseur du muscle par sa face postérieure.

Le nerf de l'aryténoïdien se porte entre le cartilage cricoïde et le muscle crico-aryténoïdien postérieur, pour venir se distribuer dans l'épaisseur du muscle aryténoïdien. Ce muscle ne reçoit du nerf laryngé supérieur que des filets sensitifs.

Les nerfs des muscles crico-aryténoïdien latéral et thyro-aryténoïdien, réunis en un seul tronc, sont la véritable terminaison du récurrent. Ils se portent au côté externe de ces deux faisceaux musculaires et les pénètrent par des filets très déliés.

En résumé, le nerf récurrent anime tous les muscles propres du larynx, moins le crico-thyroïdien qui reçoit son innervation du laryngé supérieur et du laryngé moyen.

Anse de Galien. — Ce filet nerveux, qui établit une communication directe entre le laryngé supérieur et le laryngé inférieur, est une branche de bifurcation du récurrent. En effet, un peu au-dessus du cartilage cricoïde, chez le chat, qui présente une disposition anatomique particulière qui facilite la démonstration, le récurrent se divise en deux branches pénétrant dans le larynx, en dedans du cartilage thyroïde : la branche interne, la plus volumineuse, est destinée aux muscles intrinsèques du larynx; la branche externe et postérieure, plus grêle, longe la face interne du cartilage thyroïde et va se jeter aussitôt dans le nerf laryngé supérieur. C'est cette branche qui constitue l'anastomose de Galien : elle va rejoindre le laryngé supérieur au niveau du point où s'en détachent les filets sensibles intra-laryngés et en dedans du point d'émergence du laryngé externe (François-Franck).

Chez le chat, l'anastomose de Galien est accessible en dehors de la cavité laryngée, au-dessous du bord inférieur du cartilage thyroïde, dans un espace d'un centimètre environ, ce qui facilite les investigations.

Origines centrales. — Une question, qui intéresse aussi bien l'anatomiste que le physiologiste, se pose. Quelle est l'origine des nerfs laryngés ? Est-elle simple ou double ? Viennent-ils simplement du pneumogastrique, ou bien l'accessoire ou spinal leur fournit-il des fibres ? Existe-t-il un centre cortical ? et dans ce cas peut-on suivre les fibres dans leur trajet intra-cérébral ? Ce sont tout autant de questions complexes sur lesquelles les auteurs ne sont pas d'accord.

Nous fondant sur les travaux assez nombreux parus sur ces différents problèmes, nous allons essayer de jeter un peu de jour sur la question des origines centrales des nerfs laryngés.

L'existence des centres corticaux laryngés n'est pas douteuse, mais les fibres qui en partent font-elles partie du pneumogastrique ou de l'accessoire de Willis (spinal) ? C'est là le côté important à élucider. Pour cela on peut se fonder et sur l'expérimentation physiologique et sur l'anatomie pathologique.

Un point qui semble établi, c'est que, dans les nerfs laryngés, il y a des fibres venant du pneumogastrique et d'autres venant du spinal. Les fibres laryngées vont donc suivre les racines de ces deux troncs nerveux, pour aller rejoindre les neurones qui constituent leurs noyaux d'origine.

Le pneumogastrique, nerf mixte, a des fibres à origines multiples, les unes motrices, les autres sensibles, et d'autres, enfin, sympathiques.

Expérimentalement on arrive à déterminer la place occupée par les cellules d'origine des fibres motrices, en coupant, chez le lapin, le nerf de la dixième paire dans le voisinage immédiat de la base du crâne et en cherchant, au bout d'une dizaine de jours, les cellules en état de chromolyse. On trouve alors que les cellules lésées forment deux colonnes cellulaires nettement distinctes : une colonne ventrale et une colonne dorsale.

La colonne ventrale est formée de cellules volumineuses. Elle constitue le noyau moteur ventral du vague ou noyau moteur à grosses cellules de Van Gehuchten. Elle correspond au *noyau ambigu* des auteurs.

La colonne dorsale est formée de cellules beaucoup plus petites, c'est le noyau moteur dorsal ou noyau moteur à petites cellules.

Ce noyau dorsal a été considéré pendant longtemps comme constituant le noyau sensible faisant suite à celui du glosso-pharyngien, il constitue l'aile grise sur le plancher du quatrième ventricule. Mais l'expérience semble bien démontrer que ce sont des cellules d'origine motrice, puisque après la section elles sont en chromolyse.

On admet généralement que toutes les fibres motrices du pneumogastrique ont leurs cellules d'origine dans le côté correspondant du bulbe. Cajal a contesté ce fait. Pour

lui, un certain nombre de fibres radiculaires du nerf vague s'entre-croiseraient avec des fibres venant du noyau ambigu du côté opposé. Van Gehuchten a constaté que toutes les fibres motrices étaient bien directes.

Les fibres sensibles du nerf pneumogastrique ont leurs origines dans les deux ganglions situés sur le trajet du nerf, l'un supérieur, le ganglion jugulaire (*ganglion jugulare*), l'autre inférieur, le ganglion plexiforme (*ganglion nodosum*).

Le tronc radiculaire du pneumogastrique reçoit encore, comme le glosso-pharyngien, deux groupes de fibres additionnelles qui proviennent les unes du raphé, les autres, qui constituent les fibres sympathiques, du faisceau solitaire de Stilling.

Le spinal ou accessoire de Willis a des origines doubles représentées par les filets bulbaires et les filets médullaires.

L'expérimentation montre que ces fibres, soit bulbaires, soit médullaires, sont motrices. En effet, si l'on coupe le nerf dans la cavité rachidienne, chez le lapin, et que, après une survie d'une dizaine de jours, on recherche les cellules lésées dans le névraxe, on trouve en chromolyse toutes les cellules motrices en connexion avec le nerf de la onzième paire. Ces cellules altérées occupent la partie latérale de la corne antérieure depuis le quatrième nerf cervical, jusqu'un peu au-dessus du premier (Van Gehuchten). Ces cellules ventrales représentent le noyau d'origine des fibres de la partie spinale, ainsi que cela résulte aussi des recherches faites par Bunzl-Federn.

Dans la partie inférieure du myélencéphale, on trouve encore des cellules en chromolyse dans une longue colonne grise située de chaque côté de la ligne médiane, en arrière de la partie inférieure du noyau de l'hypoglosse.

Cette colonne cellulaire se continue directement en haut, avec le noyau moteur dorsal du vague, constituant ainsi un noyau unique que l'on peut désigner, avec Mathias-Duval, sous le nom de noyau pneumo-spinal ou vago-spinal. Les deux tiers inférieurs environ de ce noyau sont formés exclusivement par les cellules d'origine des fibres bulbaires du nerf de Willis. Ce noyau moteur dorsal du nerf accessoire déborde considérablement en bas l'extrémité correspondante du noyau de l'hypoglosse. Dans cette partie inférieure, il est situé immédiatement en arrière et un peu en dehors de la coupe du canal central. Dans sa partie supérieure il est situé immédiatement en arrière du noyau de l'hypoglosse.

D'après Van Gehuchten, les cellules volumineuses qui forment environ le tiers inférieur de la colonne grise connue sous le nom du noyau ambigu et qui ont toujours été considérées comme les cellules d'origine des fibres de la partie bulbaire du nerf spinal, sont indépendantes du nerf de la onzième paire. Il est arrivé à ce résultat par la méthode de coloration au bleu de méthylène.

Le spinal, comme le pneumogastrique et le glosso-pharyngien, reçoit une racine sympathique par des fibres venant du faisceau solitaire.

Les nerfs laryngés provenant, ainsi qu'il a été dit plus haut, du pneumogastrique et du spinal, c'est dans les noyaux d'origine de ces deux nerfs que l'on doit rechercher leurs cellules d'origine.

Seulement, il s'agit de bien établir quelles sont réellement les fibres d'origine du spinal. Si, comme elles ont été décrites plus haut, elles sont bulbaires et médullaires, ou bien si, comme quelques auteurs le prétendent, les véritables origines du spinal ne sont représentées que par les fibres médullaires, les fibres bulbaires faisant partie du pneumogastrique.

Cette distinction est capitale, car, suivant la description que l'on admet, on en arrive à trouver que le nerf spinal n'a absolument rien à faire avec l'innervation du larynx.

Cependant on ne peut oublier une expérience fondamentale ; c'est celle de l'arrachement du spinal (Cl. Bernard) qui est suivi de la raucité de la voix, due à une altération de l'innervation des muscles du larynx, et qu'accompagne la dégénérescence de fibres contenues dans le pneumogastrique.

Cette distinction est importante afin de pouvoir interpréter les résultats de l'expérimentation et de l'anatomie pathologique.

C'est ainsi que Dees, ayant coupé le vague au milieu du cou, chez des animaux nouveau nés, ayant exclu par conséquent les nerfs moteurs du larynx, a constaté, en sacri-

fiant les animaux au bout de trois à quatre semaines, la dégénérescence du noyau ambigu et des racines sortantes du vague du côté de la section. Le noyau et les racines de l'accessoire étaient complètement intacts.

Dans un cas de tabes, avec paralysie du récurrent gauche, Grabower a constaté que les racines extra-bulbaires des deux nerfs accessoires étaient intactes. Les racines du pneumogastrique, surtout à gauche, étaient atrophiées.

Il est bon de retenir que, pour Grabower, l'accessoire est un nerf purement spinal; que le noyau ambigu, un des noyaux moteurs du vague, est le dernier centre d'innervation des muscles du larynx, que le nerf accessoire n'est pour rien dans l'innervation du larynx, et que les impulsions motrices de cet organe sont transmises par les quatre à six racines inférieures du vague.

Ces résultats confirmés par Grossmann, Onodi, Reusz, n'ont pas été admis par tous les auteurs.

D'un autre côté, Schilperoort parle de la fréquence des troubles des fonctions du larynx dans la syringomyélie, où l'on remarque d'une façon régulière la paralysie récurrentielle unilatérale complète.

Ce qui ressort donc des faits énoncés, c'est que les altérations des noyaux bulbaires du vague et du spinal produisent des lésions motrices du larynx.

Mais ces noyaux ne sont que des relais; il est nécessaire de remonter plus haut, jusqu'aux centres corticaux, et, ces centres étant connus, il sera utile de rechercher le trajet suivi par les fibres établissant une relation entre ces zones corticales et les noyaux bulbaires.

Existe-t-il un centre cortical pour le larynx?

L'expérimentation et l'anatomie répondent affirmativement.

C'est Krause qui le premier, en 1882, localisa chez le chien le centre cortical du larynx à la partie inférieure et latérale de la circonvolution précruciale, un peu en arrière du pli de passage sis entre cette circonvolution et la circonvolution antérieure. Mais déjà en 1878, Duret, ayant chez un chien intéressé la région que Ferrier considère comme le centre moteur de la langue et des lèvres, avait constaté que, pendant quelques semaines, l'animal avait perdu la faculté d'aboyer. Chez un autre chien, pressant sur la même région, il avait excité l'aboiement.

C'est en excitant un point bien déterminé du *gyrus præfrontalis* d'Owen, dans le voisinage du sillon crucial, dans la partie antérieure et externe du gyrus, habituellement limité en dehors par un petit vaisseau partant de l'extrémité du sillon crucial et se dirigeant en avant et en bas, que Krause constata *de visu* la fermeture partielle ou totale de la glotte et du vestibule. Par des ablations bilatérales de la même région, il obtint des phénomènes pathologiques persistants : modification de l'aboiement, difficulté ou même disparition de l'aboiement, perte de la notion des mouvements des cordes vocales, nécessaires à la phonation.

Des résultats semblables ont été obtenus par d'autres expérimentateurs, Soltmann entre autres.

Aux expériences de laboratoire sont venus se joindre les faits cliniques, et, parmi eux, le cas tout à fait typique de Garel, d'une paralysie de la corde vocale gauche, dont la cause tenait, comme l'a démontré l'autopsie, à deux points de ramollissement rouge sur le pied de la troisième circonvolution frontale droite.

Meillon, qui a réuni un grand nombre de faits d'anatomie pathologique, admet que le centre cortical du larynx est situé sur la partie postérieure du pied de la troisième frontale ascendante, empiétant un peu sur le précédent. Ce centre aurait une action unilatérale et croisée. Dans tous les cas observés, le centre respiratoire n'a point été distingué du centre phonatoire, et la paralysie laryngée a fourni à l'examen laryngoscopique une corde vocale en position cadavérique.

A l'appui de ces faits, il faut ajouter que les auteurs sont nombreux, qui ont constaté des paralysies unilatérales de la glotte dans les cas d'hémiplégies apoplectiques récentes (Gibb, Ziemssen, Luys, Lewin, Bryson Delavan, Charcot, P. Marie, Füller, Browning, etc.).

Semon et Horsley ont cherché à déterminer sur le macaque le centre cortical du larynx : ils sont arrivés à le localiser dans une zone circonscrite : en avant, par l'extrémité inférieure du sillon précentral et par une ligne qui le prolongerait jusqu'à la

scissure de Sylvius; en bas, par cette scissure; en arrière, par un sillon innomé vertical partageant en deux le pied de la frontale ascendante; en haut, par une ligne horizontale passant par l'extrémité supérieure de ce sillon.

Comme Krause, ils arrivent aux conclusions : 1° il existe dans chaque hémisphère un centre de la représentation du rapprochement bilatéral des cordes vocales; 2° son excitation unilatérale produit un effet bilatéral; 3° la destruction unilatérale n'est suivie d'aucun effet.

Lannois est moins précis; pour lui, il existe dans le cerveau des points dont la lésion entraîne des troubles dans les mouvements des cordes vocales qui président à l'émission normale de la voix.

Enfin Masini, sous la surveillance de Luciani, a entrepris une série d'expériences qui l'ont amené à formuler les conclusions suivantes :

1° Existence chez le chien d'un centre moteur glottique à la partie extérieure des hémisphères;

2° Ce centre s'étend à presque toute la zone motrice, bien que son foyer de plus grande intensité soit limité au centre laryngé de Krause (base de la circonvolution *præcrociata*);

3° Ce centre n'est ni isolé ni distinct, mais il se confond avec les autres centres moteurs, plus intimement avec ceux du pharynx, de la langue, du voile du palais, et moins intimement avec les autres;

4° La lésion unilatérale donne lieu à des troubles moteurs laryngés prédominant du côté opposé, ainsi qu'à des troubles de la sensibilité muqueuse;

5° La lésion bilatérale produit une paralysie persistante du mouvement et de la sensibilité, sans atteindre le degré de la paralysie absolue;

6° Outre les centres laryngés corticaux, il faut reconnaître l'existence des centres laryngés sous-corticaux, si l'on veut se rendre compte de la compensation parfaite des désordres résultant de l'ablation unilatérale et de l'absence de paralysie complète après extirpation bilatérale.

En présence de tous ces faits il est difficile de ne pas admettre l'existence de centres corticaux pour le larynx, et même, malgré les divergences apparentes, on peut arriver à localiser assez bien ce centre au niveau du pied de la troisième circonvolution frontale, dans le voisinage de la circonvolution de Broca.

C'est du reste la conclusion à laquelle sont arrivés la plupart des auteurs qui se sont occupés de cette question. Maintenant, ce centre est-il unilatéral, comme le pensent Séguin et Bryson-Delavan, ou bien est-il bilatéral? Les expériences comme les observations pathologiques semblent bien démontrer qu'il est bilatéral.

On peut citer, à l'appui de cette dernière opinion, les expériences de Prota qui a enlevé chez le chien une seule corde vocale, et qui au bout de plusieurs mois a examiné les altérations qui auraient pu se produire dans les deux centres cortico-phonateurs indiqués par Krause. Il a constamment rencontré des lésions cellulaires également prononcées sur les deux zones cortico-phonatrices. On ne peut donc que conclure avec lui que l'action de chacun des centres de Krause est bilatérale sur la glotte, et que les voies de transmission doivent être croisées et directes, sans prédominance de l'une sur l'autre.

Quel est le trajet suivi par les fibres établissant une jonction entre les centres corticaux et les noyaux bulbaires du vague et du spinal?

L'expérimentation ne fournit pas sur ce point de données précises, mais la clinique permet de suivre assez bien ce trajet. En effet, dans bien des cas de paralysie partielle ou totale d'une corde vocale, l'autopsie a permis de constater des lésions existant dans l'hémisphère cérébral même, tandis que l'écorce paraissait intacte. Ainsi Garel et Dor, chez un homme ayant présenté la corde vocale gauche immobile en position cadavérique, ont trouvé à l'autopsie une écorce cérébrale intacte, mais un petit foyer de ramollissement rouge récent dans l'hémisphère droit à la portion supéro-interne du noyau lenticulaire, et empiétant de 1 à 2 millimètres sur la partie externe de la capsule interne.

Dans d'autres cas, les lésions ont été constatées dans la substance blanche sous-jacente à l'extrémité tout à fait inférieure des circonvolutions frontale et pariétale ascendantes ou bien dans le pédoncule cérébral.

Il est donc permis d'attribuer aux fibres laryngées le trajet suivant : parties de la zone corticale, elles passent dans la partie la plus externe du genou de la capsule interne et gagnent le pédoncule cérébral. Comme ce sont des fibres motrices, elles occupent dans le pédoncule la région du pied et, dans ce pied, elles restent dans l'aire du faisceau géniculé qui occupe le segment le plus interne. De là, elles vont rejoindre les noyaux qui se trouvent dans le plancher du quatrième ventricule.

Beketreff affirme que les tubercules quadrijumeaux postérieurs contiennent des centres réflexes pour la phonation.

Pour Onodi le centre réflexe se trouve localisé dans une région étendue de la ligne de séparation entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs, jusque dans le plancher du quatrième ventricule, sur une surface de 8 millimètres. Pour Semon, Horsley et Grabower, ce centre est au niveau des deux tiers supérieurs de l'aile grise.

Ce que l'on peut dire, c'est qu'il existe des centres réflexes pour le larynx, les uns phonateurs, les autres respiratoires; ils s'échelonnent depuis les tubercules quadrijumeaux postérieurs jusqu'à la partie supérieure de la moelle; mais ils prêtent encore à la discussion quant à leur siège précis.

Telle est la conclusion à laquelle conduisent les faits d'anatomie pathologique.

PHYSIOLOGIE.

Vivisections. — Avant d'entreprendre l'étude détaillée des propriétés des nerfs laryngés, il est important de décrire par quels procédés on peut les découvrir sur l'animal, afin de porter sur eux les investigations.

C'est généralement sur le chien que les expériences se font. Mais le chat et le lapin sont aussi des animaux sur lesquels on expérimente : il en est de même de la grenouille. Le cobaye n'a été, que je sache, choisi par aucun auteur. Il y a donc intérêt à indiquer comment doivent se pratiquer les expériences sur chacune des espèces citées.

Sur la *grenouille*, il faut retenir qu'il n'y a qu'un seul nerf laryngé, dont les rapports et la situation n'offrent aucune analogie avec les nerfs laryngés des autres espèces animales employées dans les laboratoires.

Pour découvrir le nerf laryngé sur la grenouille, on doit procéder de la façon suivante : l'animal étant faiblement curarisé, ou ayant le bulbe sectionné, on le fixe sur le dos, au moyen de fortes épingles, sur une plaque de liège. Avec des pinces on saisit la peau de la région sternale et, au moyen de petits ciseaux courbes, on la coupe de façon à dénuder depuis les clavicules jusqu'à la partie médiane de l'abdomen. On sectionne les clavicules avec des ciseaux, puis on incise la paroi thoracique de manière à former un petit lambeau que l'on relève et qui comprend tout le sternum. La région se trouve alors découverte.

On introduit dans l'œsophage un tube de verre que l'on pousse jusque dans l'estomac. On soulève ainsi le cœur et les parties environnantes; on voit alors deux nerfs à peu près parallèles, dont le supérieur est l'hypoglosse, l'inférieur le glosso-pharyngien. Ces deux nerfs sont couchés sur le muscle pétro-hyoïdien. Un peu plus profondément, on voit un mince rameau nerveux presque tout à fait parallèle aux vaisseaux pulmonaires et qui se rend ensuite au larynx, c'est le nerf laryngé que l'on peut isoler, exciter, etc. Le vague est situé encore un peu plus profondément et un peu plus inférieurement, on le reconnaît à sa couleur plus grise.

Laryngé supérieur. — Chez tous les mammifères employés dans les laboratoires, le laryngé supérieur affecte la même disposition : aussi le procédé opératoire est-il le même. L'animal immobilisé et anesthésié est placé sur le dos, la tête en extension forcée et, afin de faire bien saillir la région hyoïdienne, on place un billot sous la nuque.

On pratique sur la ligne médiane une incision partant de la région sus-hyoïdienne et descendant au-devant du cartilage thyroïde, jusqu'au-devant de la trachée; l'incision doit comprendre la peau, le peaucier et le tissu cellulaire. On arrive alors sur les muscles mylo-hyoïdien à la partie supérieure et sterno-hyoïdien. En se dirigeant un peu en dehors, on trouve l'interstice cellulaire qui existe entre ce dernier muscle et le sterno-mastoïdien; il n'est pas nécessaire d'inciser le mylo-hyoïdien; au moyen de la

sonde cannelée on pénètre dans cet interstice et l'on met facilement à nu le paquet vasculo-nerveux enveloppé par du tissu conjonctif que l'on divise. Ce paquet est formé par la veine jugulaire interne en dehors, la carotide en dedans, le vague ou pneumoé gastrique entre les deux. On isole ce dernier dans sa partie supérieure, et au niveau du cartilage thyroïde, on distingue le nerf laryngé supérieur qui naît de la partie supérieure du pneumogastrique et qui se dirige d'arrière en avant et un peu en dedans, en décrivant une courbe à concavité supérieure, et qui pénètre dans le larynx au-dessus du muscle thyro-hyoïdien. Sur le lapin ce nerf fournit une des racines du dépresseur.

Laryngé inférieur. — Ce nerf forme de chaque côté de la trachée un tronc assez volumineux. Il est accessible beaucoup plus facilement à droite. Il est assez superficiellement situé le long du bord externe de la trachée, et, pour le découvrir de ce côté, il suffit de pratiquer, sur la ligne médiane et antérieure du cou, une incision comprenant la peau, le peaucier et le tissu cellulaire sous-cutané. On tombe sur les muscles sterno-hyoïdiens dont l'interstice est occupé par une grosse veine qu'il faut ménager en écartant les muscles l'un de l'autre, le muscle sterno-hyoïdien droit est fortement érigné de ce côté, et l'on découvre le nerf récurrent que l'on peut suivre jusqu'au bord inférieur du larynx.

Du côté gauche, le récurrent est aussi sur le bord externe de la trachée, mais dans le sillon formé par l'adossement de l'œsophage contre cet organe : c'est dans ce sillon qu'il est facile de le trouver.

Sur le chien, on peut se dispenser d'inciser les tissus pour faire la section des récurrents : on peut pratiquer cette section par la méthode sous-cutanée. Pour cela, l'animal étant maintenu sur le dos, la tête en extension, on pique la peau sur la partie antérieure de la trachée avec un petit crochet tranchant, et l'on arrive ainsi jusque sur les côtés du tube trachéal dans sa portion supérieure. Cela fait, on remonte le long de la face externe, droite ou gauche, de la trachée, on accroche et on coupe les nerfs récurrents qui sont accolés sur les parties latérales des premiers anneaux du tuyau respiratoire et l'on retire l'instrument.

On reconnaît que la section est opérée à la raucité de la voix de l'animal (Livon, *Manuel de vivisections*, 298).

Anastomose ou *Anse de Galien*. Ce petit filet nerveux qui relie le laryngé supérieur au laryngé inférieur est une branche de bifurcation du récurrent. C'est surtout sur le chat que l'on peut expérimenter, car, sur cet animal, un peu au-dessus du cartilage cricoïde, le laryngé inférieur se divise en deux branches, dont l'une, l'externe, qui n'est autre que l'anse de Galien, reste sur un certain trajet en dehors de la cavité laryngée, avant d'y pénétrer au-dessous du cartilage thyroïde. C'est donc au niveau de l'intervalle crico-thyroïdien que l'on peut expérimenter sur cette branche anastomotique.

Fonctions des nerfs laryngés. — Les nerfs laryngés non seulement commandent toute la physiologie du larynx, mais par leur relation avec certains centres nerveux ils donnent naissance à des phénomènes réflexes généraux d'une grande importance. Aussi doit-on étudier pour chaque nerf, en premier lieu, l'action locale, et, en deuxième lieu, l'action générale.

Phénomènes locaux. — La sensibilité et la motricité du larynx sont sous la dépendance des nerfs laryngés. Quelle est la part de chacun des nerfs dans ces phénomènes?

Sensibilité. — Le larynx présente une sensibilité spéciale, très vive, exquise même, dans toute la portion sus-glottique, tandis que la portion sous-glottique en est presque dépourvue. Or, toute la muqueuse de la portion sus-glottique est innervée par la branche interne du laryngé supérieur, qui vient se distribuer à toute la partie qui constitue l'entrée du larynx y compris l'épiglotte, les replis aryténo-épiglottiques et même la portion postéro-inférieure de la langue. La sensibilité de toute cette région est telle que la moindre parcelle liquide ou solide qui vient se mettre en contact avec la muqueuse, détermine un réflexe énergique, la toux expulsive.

Il n'en est pas de même de la portion sous-glottique, dont la sensibilité est vraiment obtuse L'innervation n'a plus la même origine. La muqueuse est innervée par une autre branche du laryngé supérieur, la branche externe, et par le récurrent.

Cette différence de sensibilité peut se démontrer expérimentalement de la façon suivante :

Si on fait pénétrer par la partie supérieure quelques gouttes d'eau sur l'orifice glottique, immédiatement, il se produit une forte toux expulsive, mais si au contraire, par un orifice pratiqué à la trachée, on injecte par la partie inférieure une plus forte quantité d'eau, il ne se produit pas de réflexe défensif. Donc, des nerfs qui viennent se distribuer à la muqueuse laryngée, les seuls réellement jouissant d'une grande sensibilité sont ceux qui innervent la portion sus-glottique, c'est-à-dire les branches internes du laryngé supérieur.

Cette grande sensibilité de la muqueuse de la région sus-glottique est la gardienne protectrice des voies respiratoires. Aussi, lorsque par suite d'une altération pathologique ou d'une section expérimentale, cette sensibilité est abolie, des parcelles alimentaires liquides ou solides s'introduisent-elles dans la cavité laryngienne, sans donner naissance au réflexe protecteur qui doit les expulser. Si leur grosseur est assez notable, elles produisent des phénomènes asphyxiques; si elles sont ténues, elles pénètrent dans la trachée et les bronches et donnent naissance à des accidents inflammatoires.

D'après Waller et Prévost, la sensibilité du nerf laryngé supérieur n'est pas la même chez tous les animaux. Par exemple, chez le lapin, la dénudation, la section, l'électrisation du nerf, semblent ne produire aucune réaction douloureuse. Chez le chat et le chien, au contraire, les mêmes excitations donnent lieu à des manifestations très douloureuses caractérisées par des cris et de l'agitation.

Le laryngé supérieur peut donc être considéré comme le nerf sensible du larynx. Le laryngé moyen paraît ne jouer aucun rôle au point de vue de la sensibilité : ses fonctions, comme nous le verrons, sont surtout motrices.

Quant au laryngé inférieur ou récurrent, quoique surtout moteur, il renferme aussi des fibres sensibles qui proviennent de la trachée et des grosses bronches.

Ces filets empruntent le récurrent et gagnent le laryngé supérieur par l'anastomose de Galien. Ils sont facilement démontrables en excitant le récurrent séparé du pneumogastrique, comme l'a fait François-Franck.

On ne peut, au point de vue de la sensibilité, les comparer aux fibres du laryngé supérieur, mais leur excitation dans le récurrent donne naissance aux effets réflexes respiratoires et vasculaires que produit l'excitation du laryngé supérieur, avec une intensité bien moins grande assurément.

On obtient des effets identiques si, après avoir sectionné le récurrent, on excite l'anastomose de Galien. Bien entendu, il faut atropiniser l'animal en expérience, afin de supprimer les effets cardiaques de cette excitation, effets qui démontrent eux-mêmes la présence de fibres sensibles centripètes dans le récurrent et dans l'anastomose de Galien.

D'un autre côté, si l'on coupe le laryngé supérieur, l'excitation du récurrent et de l'anastomose de Galien ne produit plus aucun effet, ce qui montre bien que les fibres que l'on excite dans le récurrent passent par le laryngé supérieur et l'atteignent par le seul point d'union entre les deux nerfs, c'est-à-dire l'anastomose de Galien.

Une autre démonstration est fournie par la dégénérescence d'un certain nombre de tubes nerveux dans le récurrent, après la section de l'anastomose de Galien. Ces fibres dégénérées ne peuvent être que des filets sensibles remontant du récurrent dans le laryngé supérieur.

Déjà, en 1869, Philipeaux et Vulpian avaient dit que le filet anastomotique qui existe entre le nerf laryngé supérieur et le nerf récurrent provient exclusivement du premier de ces nerfs; qu'après s'être accolé au nerf récurrent il se divise en deux filaments d'inégale grosseur, l'un, le plus grêle, reste accolé au filet récurrent sans que sa destination soit connue, l'autre, le plus gros, abandonne bientôt le nerf récurrent, pour aller se distribuer à la muqueuse de la trachée, à une assez grande distance au-dessous du point où il se sépare de ce nerf.

Les expériences démontrent que ces filets sensibles proviennent de la trachée et des grosses bronches. Il suffit de sectionner les pneumogastriques au-dessous des laryngés supérieurs et de faire arriver dans la trachée, par une canule placée après trachéotomie, des vapeurs d'ammoniaque, pour voir l'animal donner des preuves évidentes de gêne respiratoire.

A propos de la sensibilité du larynx, la question se pose de savoir si le laryngé

inférieur est un nerf mixte ou un nerf purement moteur. Les auteurs sont partagés sur ce point, et BURGER, contrairement à KRAUSE et à BURCKHARDT, ne regarde pas comme résolue la question de la conductibilité centripète du récurrent.

Pour BURCKHARDT, le nerf laryngé inférieur contient des fibres centripètes et agit sur la respiration.

Pour KRAUSE, chez le lapin, le chien, le chat, l'irritation du laryngé inférieur n'est pas seulement en état de provoquer la position expiratoire du diaphragme et l'arrêt de la respiration dans cette étape respiratoire, mais elle amène en même temps l'adduction des cordes vocales avec un arrêt plus ou moins long dans cette position.

L'excitation du laryngé inférieur détermine de la douleur chez les animaux et des mouvements de déglutition, qui doivent être considérés comme réflexes. L'expérimentation démontrerait donc que c'est un nerf mixte.

TRIFILETTI, en supprimant la narcose, obtient l'écartement des cordes vocales de la ligne médiane de la glotte, à la suite de l'excitation électrique du récurrent intact, ou de sa partie centrale quand il est coupé.

Pour MASINI, il y a dans le récurrent des fibres centrifuges; les irritations et compressions du récurrent sont suivies d'abord d'une augmentation du pouvoir d'adduction des cordes, puis d'une contracture; la contracture est le résultat de la contraction de tous les muscles endolaryngés, y compris les abducteurs; les abducteurs sont en partie sous le contrôle direct de la volonté.

Dans leurs expériences, SCHULTZ et DORENDORF ont constaté sur les lapins, les chats, les chiens et les chèvres, que le récurrent renfermait des fibres sensitives fournies par le rameau anastomotique du laryngé supérieur; donc qu'il avait une sensibilité d'emprunt. Mais, sur le singe, ils ont trouvé que c'était un nerf mixte, à la fois centrifuge et centripète.

Ce qu'il y a de certain, c'est que les troubles de sensibilité du larynx sont souvent dissociés, ce qui montre tout au moins une indépendance complète des deux ordres de fibres nerveuses (IWANOFF). Mais, en tenant compte de l'anastomose qui existe entre les deux nerfs laryngés par l'anse de GALIEN, on peut considérer la sensibilité du laryngé inférieur comme une vraie sensibilité récurrente, qui fait alors que ce nerf est doué des propriétés des nerfs mixtes, et c'est ce qui explique la dissociation que l'on observe entre les troubles sensitifs et les troubles moteurs du larynx.

Motricité. — Pour faire une étude minutieuse des mouvements divers du larynx, c'est à la méthode graphique qu'il faut s'adresser. Un procédé opératoire qui semble donner les meilleurs résultats est celui qui a été indiqué par CH. LIVON pour le chien. Ce procédé consiste à placer entre les lèvres de la glotte une petite ampoule en caoutchouc bien souple, reliée au tambour à levier enregistreur. Grâce à sa souplesse, cette ampoule est sensible à la moindre modification éprouvée par la fente glottique, et la transmet au tambour enregistreur. Mais certaines précautions techniques sont utiles à observer.

Afin d'éviter les causes d'erreur dues aux agents anesthésiques employés sous forme de gaz respiratoires, les chiens doivent être méthodiquement endormis par une injection intra-péritonéale d'une solution choral-morphine, formule CH. RICHET. On évite ainsi l'action irritante directe des vapeurs anesthésiques sur les nerfs du larynx. Il est bon de savoir, d'un autre côté, que l'éther doit être proscrit dans les expériences de ce genre, car, ainsi que l'ont montré F. SEMON et HORSLEY et F. HOOPER, cet anesthésique modifie complètement l'action normale des récurrents sur les muscles du larynx.

L'animal étant profondément endormi, on prépare comme d'usage les nerfs, on les isole délicatement sur une étendue suffisante pour expérimenter facilement. On pratique alors à l'animal une large trachéotomie qui permet l'introduction, dans la partie inférieure de la trachée, d'une canule laissant l'animal respirer facilement et librement, et dans la partie supérieure par laquelle on peut apercevoir la face inférieure des lèvres de la glotte, on place l'ampoule en caoutchouc souple. Par ce procédé, on peut facilement étudier et enregistrer l'action des divers muscles du larynx sur les cordes vocales.

Tous les muscles intrinsèques du larynx sont innervés par les nerfs laryngés, avec cette différence que si le nerf laryngé supérieur est le plus sensible, c'est le récurrent qui est le plus moteur.

En effet, de tous les muscles, le crico-thyroïdien seul est innervé par le nerf laryngé supérieur et le nerf laryngé moyen : tous les autres reçoivent leur innervation du laryngé inférieur ou récurrent.

La preuve expérimentale est facile à faire.

Si l'on vient à sectionner sur le chien, soit le tronc du laryngé supérieur, soit simplement sa branche externe, celle destinée au muscle crico-thyroïdien, la voix de l'animal devient rauque immédiatement, non par paralysie des cordes vocales, mais par défaut de tension, le cartilage thyroïde ne pouvant plus basculer, et sa partie antérieure ne pouvant plus s'éloigner des cartilages aryténoïdes pour tendre les cordes vocales. Si, au lieu de sectionner ce nerf, on l'excite, on peut constater, sous l'influence des excitations, une tension des cordes vocales et, par conséquent, un rétrécissement de la fente glottique. Le fait est très net sur les tracés obtenus au moyen de l'ampoule en caoutchouc souple, placée dans la fente glottique.

Toutes les excitations faites en variant le taux ou le rythme de l'excitation produisent également une tension plus ou moins grande des cordes vocales, en rapport direct avec le degré de l'excitation, lorsque le rythme est suffisamment rapproché.

La branche externe du laryngé supérieur est donc bien le nerf moteur du crico-thyroïdien. Mais est-ce le seul filet moteur destiné à ce muscle?

Exner le premier a décrit comme filet moteur accessoire du muscle crico-thyroïdien, un filet émanant du plexus pharyngien, filet qu'il appelle laryngé moyen.

Pour Onodi, ce rameau nerveux ne serait autre chose que des fibres détachées de la branche externe du laryngé supérieur, pénétrant dans le rameau pharyngien du pneumogastrique, qu'elles abandonnent ensuite pour atteindre le muscle crico-thyroïdien.

Mais les expériences de Ch. Livon ont montré que, si l'on vient à réséquer sur le chien, soit le tronc du laryngé supérieur, soit simplement sa branche externe, la voix de l'animal devient rauque immédiatement, mais au bout de quelques jours, elle reprend peu à peu son caractère normal, et si l'on examine alors le muscle crico-thyroïdien, on constate qu'il n'est nullement modifié dans sa structure et qu'il jouit de toutes ses propriétés physiologiques sur la tension des cordes vocales, les tracés le démontrent. Il reçoit donc des fibres motrices, en dehors de celles qui lui viennent du laryngé supérieur. Ces fibres motrices sont celles du laryngé moyen qui, alors excitées, font contracter énergiquement le muscle crico-thyroïdien, comme l'indiquent les tracés.

Ce qui le démontre encore mieux, c'est que, pour obtenir la paralysie complète du muscle crico-thyroïdien et sa dégénérescence, il faut réséquer, non seulement le rameau externe du laryngé supérieur ou le laryngé supérieur lui-même, mais encore le rameau qui émane du plexus pharyngien ou laryngé moyen. Dans ces conditions seules, le muscle est paralysé, dégénéré et ne répond plus aux excitations. Mais il est le seul muscle qui soit paralysé.

De tous ces faits on peut donc conclure que les nerfs laryngé supérieur et laryngé moyen fournissent les fibres motrices seules du muscle crico-thyroïdien.

Quant aux autres muscles, ils sont tous innervés par le laryngé inférieur ou récurrent.

Parmi ces muscles, les uns sont constricteurs, les autres sont dilatateurs de la glotte. Existe-t-il deux nerfs distincts, l'un pour l'occlusion, l'autre pour l'ouverture ? L'anatomie et la physiologie répondent négativement. On en est réduit à rechercher, dans le récurrent, le nerf moteur principal des muscles de la glotte, les conditions qui peuvent produire parfois une dilatation, parfois une constriction.

Pour Donaldson une faible excitation des récurrents, quel que soit le rythme des interruptions du courant employé, produit toujours une dilatation de la glotte. Si l'excitation est plus intense, quel qu'en soit aussi le rythme, c'est l'occlusion que l'on obtient. Que les expériences soient faites avec une bobine de Dubois-Reymond donnant de 20 à 50 interruptions à la seconde, ou de 40 à 80, les résultats sont les mêmes. Pour lui, les courants faibles produisent toujours la dilatation de la glotte. Seulement, comme il arrive que l'occlusion succède à la dilatation, lorsque les interruptions sont rapides, il explique le phénomène en disant que la rapidité du mouvement fatigue assez vite les fibres dilatrices et qu'au lieu de rester dilatée, la glotte alors se ferme. C'est l'explication que donne cet auteur, pour interpréter les variations des effets observés.

F. Hooper, au contraire, attribue la différence d'action au rythme des courants interrompus employés pour l'excitation. Pour lui, les rythmes lents (18 à 20 interruptions à la seconde) avec des courants faibles provoquent l'ouverture de la glotte. Le rythme plus rapide (30 à 40 à la seconde) produit l'occlusion. Les courants forts à rythme lent font fermer la glotte, de même les rythmes très rapides, que le courant employé soit fort ou faible. Aussi arrive-t-il aux conclusions suivantes :

Les effets obtenus varient selon le rythme du courant employé.

Les courants faibles et les vibrations lentes produisent l'ouverture de la glotte.

En augmentant le nombre des vibrations, l'intensité du courant restant la même, on obtient l'occlusion.

En augmentant l'intensité, les vibrations restant les mêmes, on obtient l'occlusion.

L'occlusion est produite plus facilement en augmentant les vibrations qu'en augmentant l'intensité du courant.

Fig. 20. — Modifications de la glotte suivant la variation du rythme des excitations (sur les récurrents).

Ch. Livon, reprenant cette question au moyen du procédé opératoire décrit plus haut, a montré expérimentalement : que l'on peut obtenir des effets d'ouverture ou d'occlusion de la glotte, en faisant varier le rythme des interruptions du courant employé pour exciter les récurrents et non en changeant l'intensité de ce courant; que l'ouverture de la glotte est produite par le rythme lent (courants faibles et moyens) ; l'occlusion par le rythme rapide (tous les courants) et par le rythme lent (courants intenses). Il arrive en somme aux mêmes conclusions que F. Hooper, que la fatigue ne joue aucun rôle dans ces alternatives d'ouverture et d'occlusion. Le tracé ci-joint (fig. 20) montre de la façon la plus nette les différentes phases de l'expérience, il a été obtenu en faisant varier, pendant la même expérience, le rythme des excitations, l'intensité du courant restant exactement la même. On y voit, en premier lieu, des contractions isochrones avec dilatation, tant que les interruptions ne dépassent pas 30, première partie du tracé. Puis, les interruptions devenant plus rapides (40 à 50), la glotte se resserre pour se fermer complètement : deuxième partie du tracé. Si, après quelques secondes, on ralentit de nouveau le rythme, pour ramener les interruptions au-dessous de 30, les contractions des lèvres de la glotte se reproduisent rythmique-

ment, avec ouverture, malgré la fatigue qui doit exister à ce moment : troisième partie du tracé.

Il faut ajouter que, dans toutes les expériences, jamais l'ouverture simple de la glotte ne se produit expérimentalement, sans présenter en même temps des contractions musculaires rythmiques; on dirait qu'en présence de l'innervation unique et de la double fonction, il y a antagonisme entre les muscles constricteurs et les muscles dilatateurs de la glotte.

Il est vrai que les muscles constricteurs doivent être les plus énergiques, car dans la fonction du larynx ce sont eux qui ont la somme la plus grande de travail à fournir pour la formation des sons; quant aux dilatateurs, ils ne jouent qu'un rôle respiratoire, la glotte ne se dilatant qu'au moment de l'inspiration, afin d'offrir à l'air un passage plus libre, et donner à la glotte une ouverture plus grande que celle qu'elle présente dans ce que l'on appelle la position cadavérique ou de repos.

On en arrive donc, comme conclusion générale, à dire que soit les muscles constricteurs (crico-aryténoïdiens latéraux, ary-aryténoïdiens, thyro-aryténoïdiens), soit les muscles dilatateurs (crico-aryténoïdiens postérieurs), sont innervés par le nerf laryngé inférieur ou récurrent. Mais si l'on veut pousser l'analyse plus loin, on peut ajouter que le nerf récurrent émanant du pneumogastrique, dont les origines sont multiples, renferme lui-même des fibres émanant les unes du bulbe, ce sont les fibres respiratoires, les dilatatrices; les autres du cerveau, les fibres vocales, les constrictrices.

Parmi ces fibres se trouvent celles provenant de la branche interne du spinal, comme le montrent les expériences qui consistent à arracher les racines de ce nerf, au moment où il sort du trou déchiré postérieur, avant l'anastomose de la branche interne avec le pneumogastrique. A la suite de cet arrachement, les animaux ont la voix rauque, si l'arrachement est unilatéral; ils sont aphones après l'opération bilatérale, par suite de la paralysie des muscles du larynx, il n'y a plus ni resserrement de la glotte, ni tension des cordes vocales (Cl. Bernard). Tandis que persistent les légers mouvements alternatifs de dilatation et de resserrement que la glotte exécute à chaque inspiration, car ils appartiennent en propre à l'innervation du pneumogastrique et disparaissent après la section de ce nerf. Ce sont des mouvements avant tout d'ordre automatique.

On pourrait à la rigueur admettre alors que les fibres nerveuses vocales, d'origine spinale, vont se distribuer aux muscles constricteurs, tandis que les fibres respiratoires, d'origine pneumogastrique, vont innerver les muscles dilatateurs. L'expérience de l'arrachement du spinal est le moyen de dissociation que l'on peut employer.

Il y a un fait, c'est que, pour obtenir la paralysie complète des cordes vocales, il faut sectionner le tronc des pneumogastriques, c'est-à-dire couper aussi bien les fibres d'emprunt que les fibres propres.

Cela amène à nous demander si dans le récurrent il est possible de dissocier des faisceaux nerveux à propriétés différentes. Cette question a préoccupé bien des auteurs qui paraissent être arrivés à la solutionner. Semon avait prévu que dans le récurrent les faisceaux nerveux suivaient un trajet isolé, et Onodi, le premier, a établi expérimentalement que les faisceaux dilatateurs perdaient leur conductibilité plus tôt que les faisceaux constricteurs. Risien Russel est parvenu à diviser le récurrent en trois faisceaux : un dilatateur, un constricteur, et un troisième, indifférent. Soumettant ces faisceaux ainsi isolés et dans des conditions identiques à l'action de l'air, il a pu se convaincre que le faisceau dilatateur perdait sa conductibilité bien avant le constricteur. C'est ce qu'avait vu déjà Onodi et ce qu'ont reconnu Burger, Schrötter, Hajek, Grabower, Grossmann, Semon, etc.

On peut donc admettre que le tronc du récurrent renferme des faisceaux dilatateurs, et des faisceaux constricteurs, mais il y a encore d'autres fibres nerveuses qui se rendent à la trachée et à l'œsophage et d'autres qui proviennent du sympathique, sans compter celles qui viennent du laryngé supérieur.

Onodi a cherché morphologiquement à isoler ces filets nerveux sur le bœuf, le chien, le cheval et l'homme.

Sur le bœuf, l'enchevêtrement est tellement compliqué, que l'on ne peut isoler les faisceaux de la respiration et ceux de la phonation.

Sur le chien, les faisceaux de la respiration et de la phonation sont isolables, mais

il existe de telles combinaisons qu'il semble impossible d'arriver à un isolement complet.

Sur l'homme, il a réussi à isoler les deux faisceaux nerveux jusqu'au niveau des gros vaisseaux, mais la délicatesse des fibres nerveuses rend la séparation très difficile, surtout à la partie inférieure du cou.

Sur le cheval, Onodi a constaté ces deux faits : trajet anatomique isolé des faisceaux nerveux de la phonation et de la respiration dans le récurrent et le vague; rapports étroits du faisceau respiratoire avec le sympathique et les rameaux cardiaques, par un petit filet qui va à l'anse de Vieussens et un autre au rameau cardiaque. Ceci expliquerait le fait observé par Onodi, que l'excitation des *rami communicantes* entre le plexus brachial et le sympathique et celle de la région située entre le ganglion thoracique le plus supérieur et le ganglion cervical le plus inférieur, détermine une contraction de la musculature et la position médiane immédiate de la corde vocale correspondante. Cependant, ce résultat n'est pas admis par Broeckaert qui, tout en reconnaissant l'importance des anastomoses qui existent entre les laryngés et le sympathique cervical, ne reconnaît pas à ce dernier nerf une action motrice sur le larynx, du moins chez les animaux.

Un point intéressant à propos de l'innervation des muscles du larynx, c'est la constatation, faite par Gaetano Geronzi, de l'existenee de ganglions nerveux le long des faisceaux de fibres nerveuses dans certains muscles intrinsèques du larynx, tels que le crico-aryténoïdien postérieur, le crico-thyroïdien et le thyro-aryténoïdien. On peut se demander : quel est leur rôle?

Vaso-motricité. Sécrétions. — En excitant le bout périphérique du laryngé supérieur, Hédon a observé que toute la muqueuse du larynx du côté correspondant devenait très rouge par la dilatation des vaisseaux; ce qui démontre que le laryngé supérieur est la voie suivie par les vaso-dilatateurs du larynx. Le fait du reste a été vérifié par nombre d'auteurs.

La section du nerf ne paraît produire aucune phénomène notable sur la circulation.

La section des récurrents ne produit non plus aucune modification appréciable des vaisseaux, mais l'excitation de son bout périphérique, détermine la vaso-constriction des petits vaisseaux superficiels de la muqueuse sous-glottique et trachéale (Broeckaert).

Le même auteur, par ses expériences, arrive à cette conclusion : c'est que le sympathique cervical agit comme constricteur des vaisseaux du larynx par son tronc et par le nerf récurrent et qu'il est dilatateur par le laryngé supérieur, mais que l'action vaso-constrictrice paraît l'emporter sur l'action vaso-dilatatrice.

Dans ses expériences, Hédon a constaté que l'excitation du laryngé supérieur, tout en produisant la vaso-dilatation de la muqueuse laryngée, donnait naissance en même temps à une sécrétion manifeste des glandes mucipares disséminées dans la muqueuse.

Trophisme. — Les troubles trophiques que l'on observe dans les muscles du larynx, à la suite des lésions des nerfs laryngés, n'ont pas une marche régulière. On constate, en effet, que la lésion du nerf laryngé supérieur n'a pas d'effet sur l'état trophique du larynx, tandis qu'après une lésion du nerf récurrent les troubles du côté correspondant sont très manifestes. Un autre fait à signaler, c'est que, parmi tous les muscles du larynx, c'est le crico-aryténoïdien postérieur qui est le plus touché. On s'est demandé si cette différence tiendrait à une innervation moindre comparée à celle des autres muscles. La véritable genèse des altérations musculaires et surtout du crico-aryténoïdien postérieur, après les lésions du nerf récurrent, se trouve être dans les troubles vasculaires et non dans la différence d'innervation de ce muscle. Elle est due tout simplement à la disposition anatomique de l'artère thyroïdienne inférieure, contre laquelle est accolé le groupe ganglionnaire prétrachéo-bronchique et qui est menacée en outre par les affections multiples de l'œsophage et du corps thyroïde. Ce qui n'existe pas pour les vaisseaux et les filets sympathiques qui se rendent aux autres muscles.

Quoi qu'il en soit, d'après Munk, il est prouvé que pour le cheval, comme pour le lapin, le chat, le chien, l'homme, la lésion du nerf récurrent, et non celle du nerf laryngé supérieur, produit la paralysie et l'atrophie des muscles du larynx du côté correspondant à la lésion. Sgobbo est arrivé à un résultat identique.

Phénomènes généraux. — Action sur la respiration. — Les nerfs laryngés ne renferment pas seulement des fibres centrifuges, ils contiennent aussi des fibres centripètes, en communication avec les centres nerveux auxquels ils transmettent les impressions périphériques. De là, de nombreux phénomènes réflexes se répercutant sur certains organes et certaines fonctions.

Ces phénomènes peuvent varier suivant que l'on excite le bout central du nerf laryngé supérieur ou du nerf laryngé inférieur.

Laryngé supérieur. On sait que ce nerf est le nerf sensible, par excellence, du larynx; par conséquent, l'excitation de son bout central donne naissance à des manifestations douloureuses très marquées, surtout chez certains animaux; mais en même temps que la douleur, cette excitation donne naissance à des phénomènes réflexes dont le premier est la toux expulsive destinée à débarrasser la cavité du larynx des particules solides ou liquides qui y ont pénétré.

La toux expulsive n'est, en somme, que le résultat de l'excitation centripète du nerf laryngé supérieur. Cette excitation, en effet, pratiquée par plusieurs expérimentateurs, modifie la respiration.

Pour Rosenthal, une excitation faible du bout central du nerf laryngé supérieur diminue la fréquence de la respiration.

Une excitation un peu plus forte allonge la pause expiratoire par relâchement durable du diaphragme.

Une excitation plus forte encore suspend complètement la respiration, paralyse entièrement le diaphragme et tétanise d'une manière permanente les muscles expirateurs.

C'est le contraire de l'excitation du pneumogastrique. Schiff ne considère pas cet effet comme une propriété spéciale du laryngé supérieur, tous les nerfs de la tête et du thorax agiraient de même.

Pour Bidder, l'excitation centripète du laryngé supérieur arrête la respiration en expiration, tandis que celle du pneumogastrique l'arrête en inspiration.

Paul Bert n'admet pas les conclusions de Rosenthal. Pour lui, toute excitation faible des nerfs centripètes augmente le nombre des mouvements respiratoires; toute excitation forte le diminue; une excitation forte du pneumogastrique, du laryngé supérieur, de la branche nasale du sous-orbitaire, peut l'arrêter complètement; si l'excitation est suffisamment énergique, l'arrêt a lieu au moment même où elle est appliquée, elle peut se faire soit en expiration, soit en inspiration, avec contraction continue des muscles inspirateurs. Enfin la mort soudaine de l'animal peut être la conséquence d'une impression trop forte transmise ainsi au centre respiratoire; tout cela étant vrai pour les mammifères, les oiseaux et les reptiles.

Cependant A. Waller et J.-L. Prévost ont trouvé, comme Rosenthal, que l'excitation du laryngé supérieur arrête la respiration dans la phase expiratrice, tandis que l'excitation du nerf vague l'arrête dans la phase inspiratrice.

Rosenthal a remarqué aussi que, chez le chien et le chat, l'arrêt de la respiration en expiration, sous l'influence de l'excitation du nerf laryngé supérieur, était moins net, moins régulier, moins complet que chez le lapin. Il attribue cette différence à la prédominance de la respiration costale chez le chien et le chat, quand on les compare au lapin. On est en droit de se demander si ce n'est pas le résultat de la différence de sensibilité. Ce qui semblerait le prouver, c'est que lorsque les chats sont chloroformés, l'arrêt en expiration est bien plus complet, plus constant, plus évident.

François Franck a étudié les effets de la ligature brusque du laryngé supérieur avec ou sans section des vagues; il a constaté qu'il se produisait alors un arrêt subit de la respiration. Le plus souvent on remarque une inspiration brusque, comme lorsqu'on pratique la ligature du pneumogastrique. Il a remarqué, du reste, qu'il n'y avait rien de spécial et que ce qui se produisait lorsqu'on ligaturait le laryngé supérieur, ne différait pas de ce qui est le résultat de toute expérience semblable sur les autres nerfs sensibles : seulement l'effet est un peu plus marqué. A la suite de cet arrêt brusque, qui se produit quelle que soit la phase de la respiration, après un moment de suspension, le thorax revient peu à peu à l'état expiratoire, et la respiration reprend.

L'excitation du bout périphérique produit le même résultat, sans arrêt plus marqué

dans un sens que dans l'autre, en rapport, comme l'a dit Paul Bert, avec l'instant de la respiration auquel correspond l'excitation.

Comme pour tous les nerfs sensibles, il a constaté généralement une inspiration brusque au début de l'excitation.

Action sur la circulation. — Cœur. — Que l'on pratique la ligature brusque, comme Fr. Franck, ou que l'on excite le bout central du laryngé supérieur, l'effet sur la circulation est le même, il y a ralentissement ou arrêt du cœur suivant les animaux.

Sur le chien ou le chat, il y a généralement arrêt et rarement le ralentissement; sur le lapin, on constate généralement un simple ralentissement, les réflexes modérateurs étant moins marqués, la sensibilité étant moindre. Ces résultats sont obtenus, bien entendu, avec les deux pneumogastriques intacts. Si l'on coupe l'un des pneumogastriques, l'effet est plus marqué, lorsque c'est le pneumogastrique correspondant qui est resté intact. La résistance transversale de la substance grise paraît plus grande que la résistance latérale.

Ces effets sont plus nets que lorsque l'on excite le bout central d'un pneumogastrique d'un côté, car alors les deux pneumogastriques servent de conducteurs et les laryngés supérieurs sont beaucoup plus sensibles. Bien entendu, si l'on coupe les deux pneumogastriques, ou si l'on administre du curare ou de l'atropine, les effets modérateurs signalés n'ont plus lieu, même on constate quelquefois de l'accélération des battements du cœur, les appareils modérateurs ne pouvant plus transmettre leur influence.

Il est bon de noter que quelquefois cette excitation du laryngé supérieur ne produit aucune réaction cardiaque, chez certains animaux peu sensibles, les chiens très âgés, par exemple.

Vaisseaux. — Sur les chiens, les chats et les lapins, l'excitation du bout central du laryngé supérieur produit une élévation de pression par vaso-constriction, contrairement à ce qui se produit chez le chat par l'excitation du bout central du pneumogastrique : chute par vaso-dilatation. Cet effet vaso-constricteur tient au laryngé supérieur et aux fibres sensibles qui viennent des bronches et de la trachée, par l'anastomose de Galien qui les a reçues du récurrent.

Cet effet est plus grand que celui produit par n'importe quelle excitation d'un nerf sensible quelconque, attendu que le nerf laryngé supérieur est extrêmement sensible.

Si l'effet vaso-constricteur ne se produisait pas, le ralentissement ou l'arrêt du cœur donnerait naissance à une chute de pression, mais ces deux effets peuvent se balancer. La chute de pression est beaucoup moins rapide et moins grande que par l'excitation directe du pneumogastrique, ce qui est dû au resserrement des vaisseaux, et si le ralentissement n'est pas trop grand, il y a quand même élévation de pression.

Si l'on sectionne les deux pneumogastriques ou si l'on administre du curare et surtout de l'atropine, les effets réflexes modérateurs sont supprimés et la vaso-constriction avec l'hypertension consécutive se produit d'une façon très évidente. François-Franck a observé quelquefois, dans ces conditions, qu'après l'élévation graduelle de la pression, il y a une descente, puis une nouvelle ascension et ainsi de suite; il se produit un réflexe vaso-moteur qui donne naissance aux grandes oscillations de Traube.

Cependant on peut observer parfois des troubles cardiaques secondaires, mais ils sont exceptionnels.

Influence sur les sécrétions internes. — Le laryngé supérieur renferme des filets vaso-dilatateurs non seulement pour la muqueuse laryngée, mais encore pour la thyroïde. A ses filets vaso-dilatateurs sont joints des filets intra-épithéliaux. Aussi L. Asher et M. Flack ont-ils constaté que les effets de l'excitation du nerf dépresseur étaient beaucoup plus prononcés lorsque l'on excitait en même temps les bouts périphériques des nerfs laryngés supérieurs. Sous l'influence de cette excitation, la thyroïde semblerait sécréter une substance qui, déversée dans l'organisme, augmenterait l'excitabilité du dépresseur. On pourrait considérer ce résultat comme n'étant qu'une exagération de la fonction thyroïdienne, sous l'influence de l'augmentation de la circulation de cette glande, par vaso-dilatation.

Un autre fait à signaler, c'est que l'excitation des laryngés supérieurs rend plus énergique l'action de l'adrénaline sur la pression artérielle. On pourrait ne voir là qu'une accumulation d'action, puisque l'excitation du laryngé supérieur donne nais-

sauce à une vaso-constriction, de même que l'adrénaline. Il serait difficile de voir là une confirmation des idées de Falta sur les relations de la thyroïde et des surrénales.

Jusqu'à présent rien autre n'a été constaté sur les autres sécrétions internes.

CH. LIVON.

Bibliographie. — André (C.-J.-S). *Influence du nerf récurrent sur le larynx*, Strasbourg, 1854. — Arloing (S.) et Tripier (L.). *Contributions à la physiologie des nerfs vagues* (*Archiv. de Physiologie*, iv, 1871-1872, 411 et suiv.). — Asher (L.) et Flack (M.). *Influence des laryngés sur la sécrétion interne de la thyroïde* (*Centralbl. f. Physiologie*, 1910, xxiv, 211-213). — Avellis (G.). *De l'innervation motrice du larynx d'après un nouveau cas de paralysie traumatique de la langue, du palais, du larynx et de la nuque et d'après les derniers travaux relatifs à l'anatomie du cerveau* (*Archiv f. Laryngol.*, 1900, x, 1 et *Monats. f. Ohrenheilk*, 1900, 2). — Beaunis. *Physiologie humaine*, 1881, 1239. — Bernard. *De l'aphasie et de ses diverses formes* (*Th. de Paris*, 1885). — Bert (Paul). *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration* (*XXV*e *et XXVI*e *leçons*, Paris, 1870). — Bidder (F.). *Beiträge zur Kenntniss der Wirkungen des Nervus laryngeus superior* (*Arch. f. Anat. Physiol. u. wissensch. Med.*, Leipzig, 1865, 492). — Blanc (E.). *Étude critique sur les lésions des nerfs récurrents laryngés et leurs conséquences* (*Th. de Paris*, 1890). — Blumberg (J.). *Untersuchungen über die Hemmungs-Function des Nervus laryngeus superior*, in-8, Dorpat, 1865. — Breisacher (*Centralbl. f. die med. Wissensch.*, 1889, n° 43). — Broeckaert. *Contribution à l'étude de l'intervention du sympathique cervical dans l'innervation du larynx* (*Expérience sur le singe*) (*Cong. franç. d'otologie et de laryngologie*, 21 oct. 1903); — *Anastomosen des Recurrens und des grossen Sympathicus* (*Internat. Centralb. Laryngol., Rhinol.*, Jahrg. 23, 1907, 343-344); — *Étude sur l'innervation vaso-motrice du larynx* (*La presse oto-laryngologique belge*, 1907); — *Paralysies récurrentielles* (*Presse oto-laryngologique belge*,1909, n° 2); — *Le récurrent est-il un nerf exclusivement moteur?* (*Bull. de laryngol., otol., rhinol.*, 1910). — Burger. *De la conductibilité centripète du nerf laryngé inférieur et de la position médiane pathologique de la corde vocale* (*Berlin. Klin. Wochenschr.*, 1892, n° 30); — *Paralysie des récurrents* (*Th.*, Utrecht, 1899). — Charcot (J.-M.). *Leçons inédites*, mars 1885. — Cognes (J.). *Du cornage chez l'homme* (*Th. Paris*, 1874). — Davies (H.). *Relation entre le nerf phrénique et le nerf laryngé inférieur avec explication du trajet détourné de ce nerf* (*The Lancet*, 21 janvier 1893). — Desvernine (C.-M.). *Paralysie combinée du larynx et du voile du palais. Étude sur l'innervation motrice du larynx et du pharynx* (*Ann. des maladies de l'oreille*, juin 1901). — Delavan-Bryson. *On the localisation of the cortical motor centre of the larynx* (*The medical Record*, février 1885). — Donaldson (Fr.). *The function of the recurrent laryngeal nerve* (*Amer. Journ. of the med. sc.*, juillet 1886); — *Further researches upon the physiology of the recurrent laryngeal nerve* (*New-York med. Journ.*, 1887); — *Note on the physiology of the recurrent laryngeal nerves* (*Ibid.*, 1888). — Durand-Fardel. *Traité du ramollissement du cerveau*, 1843, 146. — Duret. *Notes sur la physiologie pathologique des traumatismes cérébraux* (*B. B.* et *Gaz. médic. de Paris*, 1877); — *Étude expérimentale sur les traumatismes cérébraux* (*Thèse de Paris*, 1878). — Duval (Ange). *Observations pour servir à la détermination du siège de la faculté du langage* (*Bull. de la Soc. de Chirurgie*, 1864, 53). — Exner. *Die innervation des Kehlkopfes* (*Sitzungsb. d. k. akad. d. Wissensch. Math. naturw.* Cl. 3, Abth., Wien, 1884, lxxxix. — *Innervation du muscle crico-thyroïdien* (*Arch. für die Gesammte Physiolog.*, xlii, 1888, 22); — *Zur Kenntniss von der Innervation des Kehlkopfes* (*Centralbl. f. Physiolog.*, Leipz. u. Wien, 1888-1889, ii); — *Kehlkopfnerven und die Funktionen der Thyreoïdea* (*Arch. ges. Physiol.*, lxviii, 1897, 100-109). — Follenfant (A.). *Aphonie nerveuse* (*Th. de Paris*, 1878). — Forcade (J.). *De la phonation* (*Ibid.*, 1867). — François-Franck (*Journ. de l'Anat.*, 1877, 546); — *Recherches sur les effets produits par l'excitation du bout central du pneumogastrique et de ses branches sur la respiration, le cœur et les vaisseaux* (*Travaux du laborat. de Marey*, iv, 1880, 281). — Fuller et Browning. *Paralysie pseudo-bulbaire d'origine cérébrale* (*The medical Record*, nov. 1884; *Revue de médecine*, 1885). — Garel et Dor. *Le centre cortical du larynx avec l'autopsie* (*Annal. des maladies de l'oreille*, 1890). — Geronzi (Gaetano). *Ganglions nerveux dans les muscles du larynx* (*Archiv. intern. de laryngolog.*, n° 6, 1904). — Grabower. *Des noyaux et racines du nerf accessoire et du nerf vague et de leurs rapports réciproques; contribution à l'étude de*

l'innervation du larynx (*Archiv für Laryng. und Rhin.*, II, fasc. 2, 1894); — *Des centres d'innervation des muscles du larynx situés dans la moelle allongée* (*Soc. laryngolog. de Berlin*, 7 déc. 1894); — *Contribution à l'étude de l'innervation du larynx* (*Archiv f. Laryngolog.*, V, 1896; *Revue de laryng., d'otolog. et de rhinol.*, 1897, 667, Bordeaux); — *Zu Onodi's Stimmbildungscentrum. Experimentelle Untersuch.* (*Archiv Laryngol., Rhinol.*, VI, 42, 1897). — GRINER (A.). *Les paralysies récurrentielles*, Carré et Naud, Paris, 1898. — GROSSMANN. *Contribution expérimentale à l'étude de l'innervation motrice du larynx* (*Soc. des médec. de Vienne*, 2 avril 1897; *Wiener klin. Rundschau*, n° 15, 1897); — *Recherches expérimentales sur l'arrêt fonctionnel de différents muscles et groupes musculaires du larynx* (*Pflüger's Arch. f. Physiologie*, LXXIII, 1898). — HÉDON. *Présence dans le nerf laryngé supérieur de fibres vaso-dilatatrices et sécrétoires pour la muqueuse du larynx* (*C. R. Ac. des sciences*, 27 juillet 1896); — *Sur l'innervation vaso-motrice du larynx* (*Nouv. Montpellier médical*, I, 1897, 841). — HÉRARD. *Anomalie du nerf récurrent droit* (*Bull. Soc. Anat. de Paris*, 1846, XXI). — HILTON (J.). *On the distribution and probable function of the superior and recurrent laryngeal nerves, as demonstrated by dissection in the human subject* (*Guy's Hosp. Rep.*, London, 1837, II). — HOOPER (F.-H.). *The anatomy and physiology of the recurrent laryngeal nerves* (*Tr. Am. laryngol. Ass.*, 1887); — *Effects of varying rates of stimulation on the action of the recurrent laryngeal nerves* (*Ibid.*, 1887). — IWANOFF (AL.). *Les troubles de la sensibilité du larynx* (*Arch. ital. di laringolog.*, fasc. 2, 1910). — KRAUSE (H.). *Ueber die Beziehungen der Grosshinrinde zu Kehlkopf und Rachen* (*Dubois-Reymond's Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1884, 203); — *De la conductibilité centripète du laryngé inférieur et de la position médiane pathologique de la corde vocale* (*Berlin. klin. Woch.*, n° 20, 1892). — KUTTNER et KATZENSTEIN. *Contribution expérimentale à la physiologie du larynx* (*Arch. f. Anatom. und Physiolog.*, 1899). — LAFFITE (L.). *Aphonies nerveuses et réflexes* (*Th. de Paris*, 1872). — LAUNOIS. *Centre cortical du larynx* (*Rev. de médecine*, 1885, 692). — LÉPINE (R.). *Note sur la paralysie glosso-labiée cérébrale à forme pseudo-bulbaire* (*Rev. mensuelle de médecine et de chirurgie*, I, 1877). — LERMOYEZ. *Étude expérimentale sur la phonation* (*Th. Paris*, 1886); — *Les causes des paralysies récurrentielles* (*Rev. internat. de Rhinolog. otolog. et laryngolog.*, Paris, 1897, 221-223); — *Paralysie du spinal en deçà de l'origine de la branche anastomotique vago-spinale* (*Soc. méd. des hôpit.*, 12 juillet 1901). — LEWIN. *Lähmung des linken Stimmbandes aus centraler Ursache* (*Berl. klin. Woch.*, 1874, 10). — LINDEMANN (A.). *Ueber die Nerven der Kehlkopf-Schleimhaut*, in-8. Leipzig, 1869. — LIVON (Ch.). *Action des nerfs récurrents sur la glotte* (*Arch. Physiolog. norm. et patholog.*, XXII, 1890, 587; *Trav. de physiolog. expérimentale*, 1re série, 1890-1891, 61); — *Innervation du muscle crico-thyroïdien* (*Archiv. de physiolog. norm. et patholog.*, XXIII, 1891, 198; *Travaux de physiolog. expérimentale*, 1re série, 1890-1891, 131). — LONGET (F.-A.). *Recherches expérimentales sur les fonctions des nerfs, des muscles du larynx et sur l'influence du nerf accessoire de Willis dans la phonation* (*Gaz. méd. de Paris*, 1841, 2e série, IX, 465). — LUBET-BARBON. *Étude sur les paralysies laryngées* (*Th. de Paris*, n° 294, 1887). — LUYS. *Hémiplégie du larynx coïncidant avec une hémiplégie d'origine cérébrale* (*Ann. des maladies de l'oreille et du larynx*, 1875). — MACDONALD (L.-F.). *Transplantation of the recurrent laryngeal nerve* (*Rep. 7 th. Meet Austral. Ass. adv. sc.*, 1898, 661 (*successful experiment on donkey*). — MANCIOLI. *Ueber zwei Symptome bei Læsionem des Recurrens* (*Bradycardie und Anesthesie des Kehlkopfeingangs*) (*Soc. Ital. Laryngol. otol. rin. Intern. Centralb. Laryngolog. Rhin.*, Jahrg. 26, 1910, 87). — MANDELSTAMM (B.). *Studien über Innervation und Atrophie der Kehlkopfmuskeln* (*Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wissensch. Math. Naturw*, (3), Wien, 1882, LXXXV). — MARAGE. *Travail développé pendant la phonation* (*C. R. A. S.*, CXLIV, 1907). — MARTUSCELLI (G.). *Paralysie du récurrent et anesthésie du vestibule laryngien; recherches anatomiques et expérimentales* (*Archiv. ital. di laryngolog.*, fasc. 1, 1910). — MASINI (G.). *Innervation centrale du larynx* (*C. R. du Cong. intern. de Rome; section de laryngologie*, 3 avril 1894); — *Sulla fisio-patologia del ricorrente* (*Bollett. della R. Accad. medica di Genova*, VIII, n° 1). — MEILLON. *Contribution à l'étude des paralysies du larynx, d'origine centrale* (*Th. de Paris*, 1897). — MOLINIÉ (J.). *Paralysie laryngée par lésion intra-cranienne* (*Rev. hebd. de laryngolog., d'otolog. et de rhinolog.*, n° 28, juillet 1903, 33). — MORAT et DOYON. *Traité de physiologie. Fonctions d'innervation*, 1902, 198 et suiv. — MOURA-BOUROUILLON. *Anastomoses des nerfs laryngés* (*Bull. et mém. Soc. française d'otol. et laryngol.*, Paris, 1884-1885, 36-43). —

Munk. *Sur le nerf laryngé supérieur du cheval* (*Transact. de la Soc. de physiolog. de Berlin*, 13 nov. 1891). — Nagel (W.-A.). *Ueber Problematisches in der Physiologie der Stimmlippen* (*Verhdt. physiolog. Ges. Berlin*) (*Zentralbl. Physiolog.*, xxi, 1907, 782). — Navratil (E.). *Versuche an Thieren über die fonctium des Kehlkopf-nerven* (*Berlin. klin. Wochenschr.*, 1871, viii, 394). — Onodi (A.). *Zur Frage vom Nervus laryngeus medius* (*Centralbl. für die med. Wissensch.*, 1888, 961); — *Rapports de l'accessoire avec l'innervation du larynx* (*Soc. de laryngol. Cong. méd. de Vienne*, 1894); — *Zur Frage des medullaren Phonationscentrums* (*Arch. laryngol. Rhinol.*, vii, 1897, 161); — *Les faisceaux nerveux du larynx président aux fonctions de la respiration et de la phonation* (*Rev. hebd. de laryngolog., d'otolog. et de rhinolog.*, 23 avril 1898, 481, Bordeaux); — *Contribution à l'étude des nerfs laryngiens* (*Ann. des mal. de l'oreille, etc.*, n° 4, avril 1899); — *Le nerf accessoire et l'innervation du larynx* (*Rev. de laryngolog., d'otolog. et de rhinol.*, 8 mars 1902, 273, Bordeaux); — *L'anesthésie du vestibule laryngé dans les paralysies du nerf récurrent* (*Arch. ital. di laringolog.*, fasc. 1, 1910. — Philipeaux et Vulpian. *Sur l'anastomose qui existe entre le nerf laryngé supérieur et le nerf récurrent* (*Arch. de physiolog. norm. et patholog.*, 1869, 666). — Porter (W.). *Pressure upon the recurrent nerve* (*Arch. laryngol.*, New-York, 1860, i). — Poyet (G.). *Des paralysies du larynx* (*Thèse de Paris*, 1877). — Prota (G.). *Altérations du centre de Krause à la suite de la destruction d'une corde vocale* (*Arch. ital. di otolog., rinolog., laringolog.*, xviii, 1907, 50. Turin). — Rainey (G.). *The recurrent laryngeal nerve* (*Lond. M. Gaz.*, 1828-1829, iii). — Rambaud (A.). *Recherches historiques sur la voix et l'organe de la voix* (*Th. de Paris*, 1853). — Ramsay-Smith (W.). *Trajet suivi par le nerf laryngé inférieur* (*The Lancet*, 11 mars 1893). — Rebillard (G.). *Troubles laryngés d'origine cérébrale* (*Th. de Paris*, 1885). — Rethi (S.). *Führt der untere Kehlkopfnerv auch sensible Fasern?* (*Werth. Physiolog. club Wien*) (*Centralbl. Physiolog.*, xii, 1898, 205). — Riegel (F.). *Ueber Recurrenslähmungen* (*Deut. Arch. f. klin. Med.*, Leipzig, 1869); — *Zur Lehre von den Motilitätsneuroen des Kehlkopfes* (*Berl. klin. Wochenschr.*, 1881, xviii). — Roque (G.) et Chalier (J.). *Paralysie d'une corde vocale d'origine cérébrale* (*Lyon médical*, n° 3, 1908). — Rosenthal (Isid.). *Die Athembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus*, in-8, Berlin, A. Hirschwald, 1862. — Rossi (C.). *Effetti diversi che ottengonsi sugli animali domestici delle diverse specie, in consequenza della recisione o di uno o di ambi i ricorrente laringei* (*Gior. di anat., fisiol. e patol. d. animali*, Pisa, 1870, ii). — Russell (J.-S.) et Risien. *The influence of the cerebral cortex on the larynx* (*Philos. transact. R. Soc.*, London, clxxxvii, 1897, 58). — Schiff (J.-M.). *Ueber die angebliche Hemmungs-function des Nervus laryngeus superior* (*Untersuch. z. Naturl. d. Menschen u. d. Thiere*, Giessen, 1862, viii), — Schilperoort. *Un cas de paralysie du récurrent gauche et du crico-aryténoïdien postérieur au cours d'une syringomyélie* (*Rev. hebd. de laryngol., otolog. et rhinolog.*, 1904, 144, Bordeaux). — Schultz et Dorendorf. *Sur la conductibilité centripète du nerf récurrent* (*Ibid.*, 1904, 333, Bordeaux). — Séguin. *Transact. of the neurological Associat.*, 1877. — Semon (F.). *Grossmann et la question des paralysies récurrentes* (*Rev. hebd. de laryngol., otolog., rhinolog.*, 1898, 90, Bordeaux. — Sendziak (J.). *Étiologie des paralysies récurrentielles* (*Ibid.*, 1908, 468, Bordeaux). — Sgobbo. *Suites de la section et résection du nerf laryngé inférieur* (*Arch. ital. di laringolog.*, xxvi, 1906, 160). — Simanovski (N.-P.). *Innervation du larynx* (*Ejened. Klin. gaz.*, Saint-Pétersbourg, 1884, iv); — *Relation des nerfs laryngés avec l'innervation des divers muscles du larynx* (*Ibid.*, 1885, v). — Soltmann. *Experimentelle Studien über die Funktionen des Grosshirns der Neugeboren* (*Jahrbuch für Kinderheilkunde*, ix, 1876, 119). — Tissot (A.). *Des paralysies laryngées* (*Th. de Paris*, 1876). — Toubin. *Paralysie des dilatateurs de la glotte* (*Ibid.*, 1882). — Trifiletti. *Recherches expérimentales sur la physiologie des nerfs laryngés inférieurs* (*C. R. Cong. internat. de Rome; Sect. de laryngol.*, 3 avril 1894). — Van Gehuchten (A.). *Anatomie du système nerveux de l'homme*, ii, 3e édit., 1900, 73. — Vulpian. *Recherches expérimentales relatives aux effets des lésions du plancher du IVe ventricule, etc.* (*Gaz. méd. de Paris*, 1862). — Waller et Prévost. *Étude relative aux nerfs sensitifs qui président aux phénomènes réflexes de la déglutition* (*Archiv. de Physiolog.*, iii, 1870, 185). — Weinzweig (E.). *Zur Anatomie der Kehlkopfnerven* (*Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wissensch. Math. naturw.* cl. 3, Abth. Wien, lxxxvi, 1882). — Ziemssen. *Kehlkopf's Krankheiten* (*Ziemssen's Handbuch*, iv, 422).

CH. LIVON.

LARYNX.

I. — RÉSUMÉ ANATOMIQUE.

Le larynx, organe de respiration et de phonation, présente dans son anatomie certaines particularités qu'il est utile de rappeler au début de cet article.

Lorsque, sur un sujet vivant, on introduit au fond de la bouche un petit miroir laryngien, l'image du larynx qui s'y reflète a des parties périphériques et des parties centrales.

Parmi les premières on aperçoit d'abord l'épiglotte avec des variétés assez nombreuses pour gêner souvent l'inspection de la cavité laryngienne. Il s'en trouve qui, très aplaties dans le sens transversal, ont quelque peu la forme d'une oreille de lapin ; ou bien la face antérieure de l'opercule n'est pas excavée et toute la partie antérieure du larynx reste cachée. L'épiglotte agit comme une soupape qui se relève quand l'air est chassé de la poitrine et qui s'abaisse pour protéger le larynx quand les aliments passent dans l'œsophage. Sur les côtés de l'image sont les replis aryténo-épiglottiques qui se portent de l'épiglotte aux deux cartilages aryténoïdes.

Les parties centrales sont les cordes vocales supérieures (fausses cordes ou bandes ventriculaires), formant une saillie de coloration rouge. En dedans, les vraies cordes vocales, nacrées à l'état naturel.

L'espace triangulaire que délimitent les cordes inférieures porte le nom de *glotte*. Au-dessous de la glotte, on peut apercevoir des bandelettes jaunâtres circulaires. Ce sont les premiers anneaux de la trachée.

Entre les deux cordes supérieure et inférieure, s'ouvre de chaque côté une petite cavité : le ventricule de Morgagni. Dans les ventricules existe une arrière-cavité (appendice ou diverticule), étudiée par Luschka, Gerlach et Frankel. Cet appendice offre la structure adénoïde des amygdales. Ce serait donc une amygdale laryngée, et le ventricule aurait une double fonction : résonnance et absorption des cellules nuisibles dans une région si souvent envahie par les germes pathogènes.

Telle est l'image du larynx dans le miroir d'examen. En réalité, cet organe est constitué par divers éléments anatomiques : cartilages, muscles, muqueuses, vaisseaux et nerfs.

Les *cartilages*, au nombre de quatre, sont superposés et reliés par de petits ligaments fibreux. Il en résulte des articulations qui leur permettent de jouer les uns sur les autres.

En procédant du bas vers le haut de l'organe, c'est d'abord le cricoïde (du mot grec χρίχος, anneau), en forme de bague dont le chaton serait tourné en arrière vers l'œsophage.

Puis le *thyroïde*, souvent comparé à un bouclier, qui fait saillie sous la peau du cou en avant. A l'arrière de ses parties latérales, il présente, en haut, les cornes supérieures qui vont s'attacher à l'os hyoïde et en bas les cornes inférieures qui vont s'insérer sur les côtés du cartilage cricoïde. De la sorte, les cartilages thyroïde et cricoïde peuvent osciller l'un sur l'autre, et ce mouvement contribue à tendre les cordes vocales par un mécanisme que nous étudierons plus loin.

Les cartilages *aryténoïdes*, au nombre de deux, l'un à droite et l'autre à gauche, sont posés sur le bord supérieur du cricoïde, en arrière. Ils ont la forme d'une pyramide à base triangulaire. Sur la partie antérieure de leur base proémine une sorte d'éperon (*apophyse vocale*), qui donne attache à l'extrémité postérieure de la corde vocale correspondante. Ces deux petits cartilages exécutent des mouvements de pivot qui concourent à fermer et à ouvrir l'orifice glottique compris entre les cordes vocales. Leur rôle est ainsi très important dans le mécanisme de la respiration et de la phonation.

L'épiglotte se présente comme un opercule qui se rabat sur l'orifice supérieur du larynx pour en interdire l'accès quand les aliments passent de la bouche dans l'œsophage. L'émission de la voyelle É la relève et permet d'apercevoir la glotte dans le petit miroir laryngoscopique.

A signaler enfin les petits cartilages de Santorini et de Wrisberg, placés entre les

deux aryténoïdes, et ceux d'Elsberg dans l'extrémité antérieure des cordes vocales L'ensemble de ce squelette cartilagineux est suspendu à l'os hyoïde.

Les *muscles* du larynx destinés à mouvoir ces diverses pièces cartilagineuses ne doivent pas être décrits ici. Je me bornerai à les signaler en rappelant leur siège et leur forme. On les désigne d'après les cartilages sur lesquels ils sont insérés.

1° *Le muscle crico-thyroïdien*, étalé en forme d'éventail à l'extérieur du larynx. Il fait basculer les deux cartilages l'un sur l'autre en avant, et allonge ainsi les cordes vocales en éloignant leurs deux points d'attache. Sa situation superficielle sous la peau le rend très sensible aux effets de l'électrisation. Les résultats graphiques obtenus par Hooper (de Boston) établissent que les muscles soulèvent le cricoïde contre le thyroïde, celui-ci restant fixe. Dans ce mouvement le cricoïde oscille autour d'un axe transversal qui passe par les deux articulations crico-thyroïdiennes.

2° *Le muscle crico-aryténoïdien postérieur* est situé sur la face postérieure de l'organe. Inséré sur le cricoïde en bas, il monte obliquement en dehors pour s'attacher à l'aryténoïde. Par ses contractions il le fait pivoter sur lui-même, l'apophyse vocale se porte en dehors, et la glotte s'ouvre. C'est un dilatateur de la glotte.

3° *Le muscle crico-aryténoïdien latéral* est disposé entre le cricoïde et le thyroïde. Il va des parties latérales du cricoïde à l'aryténoïde pour le faire pivoter en sens inverse du muscle précédent. C'est donc son antagoniste, un constricteur de la glotte.

4° *Le muscle inter-aryténoïdien* est situé entre les deux aryténoïdes et formé de fibres entre-croisées en forme d'X. Par ses contractions, il rapproche l'un de l'autre ces deux cartilages et concourt ainsi à fermer la glotte.

5° *Le muscle thyro-aryténoïdien* s'étend de l'angle rentrant du thyroïde à l'apophyse vocale de l'aryténoïde. On lui distingue deux parties : l'une interne en forme de cordon, située dans l'épaisseur de la corde vocale; l'autre externe, en forme de lame, qui enveloppe en dehors le ventricule de Morgagni. Par ses contractions, ce muscle tend la corde vocale; en la raccourcissant, Neumann, par des expériences sur les chiens, a vu que l'insertion postérieure des cordes s'abaisse pendant leurs adduction et tension. Ces recherches ont été poursuivies au moyen d'ouvertures pratiquées dans le larynx et la trachée et de l'excitation électrique des muscles laryngiens ou des nerfs récurrents qui les animent. D'après Ludwig, quelques fibres, émanées de l'aryténoïde, se fixeraient au bord libre de la corde vocale (muscle ary-vocal de Ludwig) ; en se contractant, elles empêchent le contact des cordes dans une certaine étendue et diminuent la partie vibrante.

6° *Le muscle ary-épiglottique* situé sur les bords de l'épiglotte et qui a pour effet de la rabattre sur l'ouverture du larynx.

7° Les quatre petits *muscles hyo-épiglottiques*, signalés par John Mac Intyre en 1893, mais que Luschka et Chauveau avaient entrevus déjà chez les mammifères. Deux médians s'insèrent à la face postérieure du corps de l'os hyoïde, deux latéraux partent de ses grandes cornes. Ils se dirigent en bas et en arrière pour aller s'attacher, en se fusionnant entre eux, à la face antérieure de la base de l'épiglotte. Leur rôle est de relever cet opercule.

En somme, tous ces petits muscles sont répartis en deux groupes : ceux qui ouvrent la glotte, *muscles respirateurs*, *dilatateurs*, *abducteurs* (crico-aryténoïdiens postérieurs), et ceux qui la ferment, *muscles phonateurs*, *constricteurs*, *adducteurs* (crico-thyroïdiens, crico-aryténoïdiens latéraux, inter-aryténoïdiens, thyro-aryténoïdiens).

Le *sens musculaire* nous indique le degré de contraction de chacun de ces muscles dans les actes de la respiration et de la phonation.

La *muqueuse* du larynx, de coloration généralement rosée, est blanche et nacrée au niveau des cordes vocales. Elle est pourvue de petites glandes acineuses en forme de grappes. Les culs-de-sac pénètrent dans les faisceaux des muscles sous-jacents, de sorte que, si la phonation dessèche les cordes, la contraction simultanée des muscles expulse le mucus et les lubrifie. Ces glandes sont nombreuses, surtout vers la partie moyenne des cordes et sur la région inter-aryténoïdienne.

Le larynx a des artères et des veines, des vaisseaux lymphatiques dont la description n'est pas à faire ici. Les nerfs sont étudiés à l'article **Laryngés** (nerfs).

II. — LARYNGOSCOPIE.

Des procédés divers ont été employés pour étudier le fonctionnement du larynx.

1° La vivisection sur les animaux, utilisée par Longet, Magendie et Segond. Sur des larynx amenés au dehors du cou, ils ont pu constater que seule la lésion des cordes vocales inférieures abolissait la voix. Ils ont même constaté *de visu* les modifications qui correspondent aux variations d'intensité et de hauteur du son.

Certains cas pathologiques ont permis de contrôler leurs observations sur des larynx humains. C'est ainsi que Mayo a vu fonctionner la glotte sur un homme qui s'était coupé la gorge au-dessus des cordes vocales.

Grâce aux observations de Longet et de Magendie sur les animaux, grâce à celles de Mayo, de Rudolphi, de Kœmpelen, sur l'homme, grâce enfin aux expériences que Muller a faites sur des larynx pris après la mort, nous savons que les cordes vocales inférieures sont la partie vibrante de l'organe et que les variations dans la hauteur des sons émis par le larynx tiennent à des changements qui se produisent dans sa longueur, l'épaisseur et la tension de ces cordes. C'est donc avec raison qu'on a pu comparer le larynx des animaux supérieurs à un instrument à anche.

Muller a même expérimenté au moyen d'anches membraneuses qu'il construisait en tendant des membranes de caoutchouc sur l'extrémité d'un tuyau cylindrique.

Ces expériences l'ont conduit à conclure : que, quand on diminue de moitié la longueur de la partie vibrante, l'anche membraneuse fait entendre l'octave du son initial; que si on accroît la tension des lèvres vibrantes de l'anche, le son monte; que, si l'espace laissé entre ces lèvres est large, la vibration ne se produit plus; que, si l'on rend plus fort le courant d'air qui passe entre les lèvres, on augmente la tension des membranes, et le ton s'élève.

La laryngoscopie est le procédé qui permet de voir, à l'aide d'une instrumentation spéciale, l'intérieur de l'organe phonateur.

I. Laryngoscopie indirecte avec le miroir. — Historique. — C'est Levret qui, en 1743, eut le premier l'idée d'examiner le larynx avec un appareil de son invention, le *glottiscope*, mais cette idée ne fut pas poursuivie, et il faut arriver à 1825 pour voir Bozzini tenter à l'Université de Vienne de nouveaux essais qui restèrent également isolés. Dix ans plus tard, en 1835, Garcia, professeur de chant à Londres, eut l'idée d'appliquer à l'examen de la cavité laryngienne le petit miroir des dentistes. Il put ainsi voir la glotte et fit de sa découverte l'objet d'un rapport qui fut favorablement accueilli par la Société Royale de Londres. Cependant ce fut Czermak qui, en parcourant les principales capitales d'Europe, vulgarisa la méthode et la fit accepter.

Nous étudierons successivement l'instrumentation et la technique.

Instrumentation. — Pour examiner un larynx il faut : 1° une source lumineuse permettant l'éclairage de la gorge, 2° des miroirs de différents diamètres.

L'éclairage peut être ou indirect (par réflexion), ou direct (par réfraction).

Éclairage indirect. — C'est surtout ce mode d'éclairage qui est employé par les praticiens, car il est à la fois et le plus simple et le plus scientifique.

Pour cet éclairage il faut une source lumineuse forte : ce peut être simplement une lampe à huile ou à gaz; mais, pour diminuer l'inconvénient résultant de la coloration de la lumière, il est préférable d'utiliser soit un bec Auer, soit une lampe électrique puissante.

Il faut également un réflecteur frontal qui se fixe sur le front au moyen d'un bandeau ou mieux par un arc métallique faisant ressort et disposé dans le sens antéro-postérieur. Ce réflecteur est constitué essentiellement par un miroir concave dont la distance focale doit être de 15 à 20 centimètres et dont le centre est percé d'un orifice par où l'œil doit s'exercer à regarder. Certains praticiens, par habitude ou par inexpérience, négligent ce détail et se contentent de projeter la lumière en laissant le miroir sur le front et en regardant avec les yeux. C'est une faute, car on perd ainsi tout bénéfice de l'éclairage indirect qui réside dans le parallélisme du rayon visuel et du rayon lumineux, parallélisme que l'on n'obtient pas par l'éclairage direct.

Éclairage direct. — L'éclairage direct a surtout été préconisé en France par Moura, Fauvel et Krishaber : tous deux avaient imaginé un appareil qui se plaçait sur une lampe à huile et éclairait par réfraction à travers une lentille plan-convexe.

Plus tard Drumond inventa un appareil à lumière oxhydrique d'une puissance éclairante considérable (800 bougies), mais les proportions colossales de cet appareil le rendaient d'un maniement difficile et par suite peu pratique.

L'éclairage électrique se substitua à tous ces appareils, et le meilleur appareil pour l'éclairagé direct est actuellement le photophore électrique dont la lumière est fournie par une petite lampe à incandescence qui se fixe sur le front au moyen d'un arc métallique.

Miroirs. — Les miroirs sont placés au fond de la bouche pour recevoir l'image du arynx. Ils sont généralement de forme circulaire, mais il en est aussi de carrés et d'ovales. Les miroirs carrés ont été définitivement abandonnés; quant aux ovales, ils n'ont d'utilité que dans les cas d'hypertrophie amygdalienne trop considérable. Pour la pratique courante, on n'emploie que les miroirs ronds.

Le diamètre de ces miroirs est variable : on en fait de sept diamètres différents que l'on désigne en allant du plus petit au plus gros par les chiffres 00, 0, 1, 2, 3, 4, 5, mais, pour la plupart des examens, il suffit d'avoir à sa disposition trois miroirs, un petit n° 0, un moyen n° 3 et un grand n° 5.

On doit préférer les miroirs à glace aux miroirs entièrement métalliques que l'on a proposés pour rendre la désinfection plus aisée, car ces derniers miroirs ne donnent pas une image laryngée nette, Aussi bien, d'ailleurs, si l'on ne peut faire bouillir les miroirs à glace dans la crainte de désagréger le tain, on peut, du moins, les désinfecter suffisamment en les plongeant dans une solution d'oxycyanure de mercure à 5 p. 1 000 ou de phéno-salyl à 30 p. 1 000, solution qui, d'après les recherches de Christmas, détruit les pyogènes et les bacilles.

Technique. — Le praticien possède ces deux instruments essentiels d'un examen laryngoscopique : un appareil d'éclairage (direct ou indirect) et un miroir; le malade est assis en face de lui, les genoux rapprochés, tandis que lui-même, assis également, écarte les jambes, de façon à pouvoir librement se rapprocher ou s'éloigner. Le malade sort la langue et respire largement par la bouche; le praticien saisit alors le bord droit de la langue entre le pouce et l'index de la main gauche munis d'un petit carré de linge, de facon à maintenir solidement la langue et éviter tout glissement, ce qui ne manque pas de se produire, si on laisse tenir la langue par le malade lui-même. En prenant la langue par le bord et non par la pointe, on amène plus en avant sa base, et de cette façon l'épiglotte est relevée plus complètement.

Il faut maintenant introduire le miroir dans la gorge, mais auparavant une précaution est nécessaire, car l'air chaud et humide de l'expiration arrivant au contact du miroir froid le ternirait et rendrait l'examen impossible. Le miroir doit donc être chauffé par sa face réfléchissante sur la lampe d'éclairage ou sur une petite lampe à alcool, puis essayé sur le creux de la main de l'explorateur, afin de ne pas brûler le sujet. Le miroir étant à la température voulue est porté rapidement jusque sous la luette qui est éclairée en même temps par le faisceau lumineux du réflecteur frontal.

Le manche du miroir doit être tenu de la main droite comme une plume à écrire; le miroir lui-même, placé sous la luette, doit être élevé et abaissé jusqu'à ce que l'épiglotte et l'intérieur du larynx s'y réfléchissent. Le miroir sera incliné à 45° environ sur le plan de l'entrée du larynx, de sorte que, l'image laryngoscopique étant une image renversée, la partie antérieure de l'organe apparaît en haut, la partie postérieure en bas.

On regarde d'abord en faisant respirer le sujet avec régularité : peu à peu, l'épiglotte se relève et permet au regard de plonger dans le larynx; mais, si l'épiglotte reste abaissée, il faut faire prononcer, à plusieurs reprises, par le malade, la syllabe E sur un ton aigu. En suivant cette technique, on obtient généralement un excellent résultat. Mais il peut arriver que l'émission de cette voyelle E soulève la base de la langue et aille à l'encontre du but en rendant l'examen plus difficile : il faut alors se contenter d'explorer sans rien demander au sujet.

On ne doit laisser le miroir en place que quelques secondes, pour deux raisons prin-

cipales : d'abord, par le refroidissement, le miroir se ternit assez rapidement, ensuite, le sujet se fatigue si on lui demande un examen trop prolongé. Il vaut donc mieux procéder par explorations brèves, mais réitérées, en portant chaque fois son attention sur une partie différente de l'endo-larynx.

Si le malade a des réflexes incoercibles, on pratiquera des attouchements avec une solution aqueuse de cocaïne à 1 p. 10.

Laryngoscopie directe. — La laryngoscopie directe, sans miroir réflecteur, est d'innovation assez récente, puisque ce n'est qu'en 1896 que KIRSTEIN (de Berlin) l'a décrite sous le nom d'*autoscopie*.

Ce procédé est basé sur cette constatation qu'en attirant fortement la langue en bas et en avant, on parvient, chez un nombre restreint de sujets, à voir dans la cavité du larynx. Le malade s'assied, le tronc un peu incliné en avant, le cou desserré et la tête renversée, de manière que les rayons visuels fassent un angle de 30° avec l'horizon. Le praticien se place debout devant lui et introduit au-dessus de sa langue une *spatule autoscopique*. Il existe deux genres de spatule autoscopique : l'une, pré-laryngienne, légèrement recourbée en bas, a son extrémité libre et qui ne dépasse jamais la gouttière glosso-épiglottique : l'autre intra-laryngienne, toute droite, qui doit être enfoncée derrière l'épiglotte pour refouler cet opercule en avant et mettre en vue l'endo-larynx.

Ces spatules sont fixées à angle droit sur un manche qui porte, dans sa partie haute, une petite lampe électrique. Cette source lumineuse a sa lumière déviée de 90°, grâce à un prisme et dirigée dans la spatule pour éclairer le larynx.

Rarement, on parvient à voir toute l'étendue des cordes; plus souvent, on n'aperçoit que la région aryténoïdienne ou même l'épiglotte. D'autre part, peu de malades se prêtent volontiers à ce genre d'examen; la plupart toussent et vomissent, ce qui rend impossible l'exploration.

A côté de la laryngoscopie qui est le procédé de choix pour l'examen du larynx, il faut citer d'autres procédés qui peuvent être d'une certaine utilité. Ce sont : l'inspection, la palpation, l'auscultation, la stroboscopie et la radioscopie.

L'inspection renseigne sur la forme et les positions du larynx.

Quant à la stroboscopie avec l'appareil spécial de SPIESS, elle sert à observer les moindres vibrations des cordes vocales. Un moteur électrique fait tourner devant l'œil de l'observateur un obturateur qui interrompt la vue par intervalles réguliers.

Dès que l'obturateur a atteint une vitesse égale au nombre de vibrations des cordes vocales par seconde, ces cordes semblent immobiles. L'obturateur sert également de sirène et indique, par la hauteur du son émis, le nombre des interruptions.

L'application de la radioscopie à l'examen du larynx a été surtout étudiée par MAX SCHEIER, MACKINTYRE, BURGER et MIGNON (de Nice). MAX SCHEIER a étudié, par ce procédé, les progrès de l'ossification dans l'organe phonateur.

La radioscopie est encore utile à la pathologie du larynx en montrant dans le thorax une tumeur ou un anévrisme qui, comprimant le nerf récurrent, paralysent ainsi une corde vocale.

III. — MOUVEMENTS EXTRINSÈQUES ET INTRINSÈQUES DU LARYNX.

Les mouvements extrinsèques ou d'ensemble qu'exécute le larynx sont surtout des déplacements dans le sens vertical et dans le sens transversal.

L'ascension de l'organe se produit visiblement au deuxième temps de la déglutition, quand les muscles sus-hyoïdiens soulèvent la partie inférieure du pharynx pour la porter à la rencontre du bol alimentaire. Ce temps terminé, le larynx redescend sous la peau du cou par le seul effet de la pesanteur.

Le médecin utilise ce soulèvement physiologique du larynx pour reconnaître si une tuméfaction de la région fait corps avec le squelette cartilagineux ou non. Il demande au malade de faire un mouvement de déglutition. Si à ce moment la tumeur, goitre ou autre, est soulevée en même temps que le larynx, nul doute qu'elle adhère à l'appareil

respiratoire. Que si elle reste immobile, on doit penser à quelque adénopathie, ou, en tout cas, à une tumeur indépendante du tube laryngotrachéal.

L'observation attentive du cou permet, si un malade est atteint d'un rétrécissement des voies respiratoires, de localiser cet obstacle dans le larynx ou la trachée. On demande au malade d'inspirer fortement : si le larynx s'abaisse, c'est que la sténose située dans le larynx est reportée vers le bas par l'effort de l'air inspiré ; que s'il ne s'abaisse pas, on peut admettre que la sténose est dans la trachée, parce que l'air inspiré allonge la trachée seule au-dessus de l'obstacle sans entraîner le larynx.

Le larynx peut encore se déplacer d'un côté à l'autre, mais sous un effort venu du dehors, par exemple si on le prend entre les doigts. Il fait entendre alors chez quelques personnes un bruit léger de frottement contre la colonne vertébrale.

Les déplacements dans le sens transversal résultent souvent de tumeurs cervicales qui refoulent l'organe d'un côté ou de l'autre, à ce point, quelquefois, qu'il n'est plus possible de voir l'intérieur du larynx par l'examen avec le petit miroir. L'extension d'une tumeur maligne à la colonne vertébrale fait disparaître cette mobilité, et la fixation du larynx devient une contre-indication à l'exérèse chirurgicale.

Les mouvements intrinsèques du larynx ont été vus d'abord par les physiologistes, qui, ouvrant le cou des animaux, attiraient le larynx au dehors.

Aujourd'hui, grâce à la laryngoscopie, on peut étudier avec le petit miroir les divers mouvements qui se produisent dans l'endo-larynx.

On choisira de préférence un sujet qui supporte facilement le contact du miroir, ou on touchera préalablement les parties, deux ou trois fois, avec un petit tampon d'ouate hydrophile trempé dans une solution aqueuse à 1 : 50 de chlorhydrate de cocaïne. Le miroir employé sera circulaire à 2 centimètres de diamètre environ. L'observateur tiendra lui-même, dans un carré de linge, le bout de la langue du sujet.

L'observation portera successivement sur l'épiglotte, les cartilages aryténoïdes, les cordes vocales supérieures, ou bandes ventriculaires, et les cordes vocales inférieures.

L'épiglotte se tient habituellement rabattue sur l'orifice supérieur du larynx. Pour la faire dresser il faut que le sujet en observation émette la voyelle E sur un ton aigu. L'émission de toutes les autres voyelles laisse l'opercule couché. Pour l'enfant l'épiglotte se redresse mal parce que cette partie du larynx est encore pliée sur elle-même comme un pétale non éclos.

Les deux aryténoïdes se rapprochent ou s'éloignent en même temps que les cordes, plissant ou étalant entre eux la muqueuse interaryténoïdienne. La fixité d'un de ces petits cartilages révèle au laryngologiste une paralysie de la corde ou une arthrite crico-aryténoïdienne, le plus souvent tuberculeuse.

Les cordes vocales supérieures s'éloignent dans l'inspiration et se rapprochent dans l'effort ; mais leurs mouvements de va-et-vient sont bien moins accentués que ceux des cordes inférieures ou vraies cordes.

Celles-ci se tendent et viennent au contact dans l'effort phonatoire. Leur portion cartilagineuse se presse moins fortement.

Une condition particulière, le *rire*, ouvre très largement le larynx et permet de voir son intérieur. Au moment où le sujet rit, son épiglotte se dresse, ses cordes vont et viennent en entr'ouvrant largement la glotte. On a recours à ce moyen quand on est en présence d'un larynx difficile à voir.

Centres de la phonation. — De nombreuses expériences qui ont été faites, il résulte que le centre nerveux réflexe de la phonation a son centre dans la moelle allongée. La preuve que ce centre ne se trouve pas dans le cerveau est qu'on a vu des anencéphales crier sous l'influence d'excitations extérieures ou de douleurs internes.

Les premiers expérimentateurs cherchèrent sur les circonvolutions du cerveau le « centre de la voix » ; mais ils ne purent le découvrir, car la voix se compose d'un ensemble très complexe de mouvements thoraciques, laryngiens et buccaux.

Les investigations de Krause ont été plus heureuses parce qu'il s'est borné à chercher, sur l'écorce cérébrale, le centre du rapprochement des cordes. Il l'a trouvé sur le chien, à la partie inférieure de la circonvolution frontale ascendante, sur sa jonction avec la troisième frontale. Semon et Horsley sont arrivés au même résultat en excitant sur un cerveau de singe.

Quand on excite, sur un animal en expérience, cette région de la surface cérébrale, à droite ou à gauche, on constate que les deux cordes vocales se rapprochent l'une de l'autre.

Centres laryngés corticaux. — Des deux centres phonatoire et respiratoire corticaux de Krause, seul le premier est localisé sûrement chez l'homme. Pour Brœckaert, comme pour Semon, Horsley, Onodi et Klemperer, on peut considérer l'effet bilatéral de chaque centre phonatoire comme démontré. Qu'arrive-t-il si on détruit ces centres? Les avis sont partagés, car si, pour les uns, la destruction totale supprime l'aboiement chez le chien (Krause, Hanow, Aronsohn) et pendant un temps plus ou moins prolongé, pour les autres (Onodi et Klemperer), il n'y a aucune modification après l'opération. Katzenstein constate une modification passagère, et la croit due au malaise post-opératoire.

Brœckaert ne croit pas qu'une laparotomie, par exemple (faite pendant l'anesthésie), puisse supprimer l'aboiement, ainsi que l'admet Katzenstein, même peu de temps, tandis qu'après la destruction des centres phonatoires c'est l'accident phonatoire qui persiste plus que tout autre. Dès 1895 il conclut que l'adduction active des cordes était détruite avec l'ablation des centres de Kkause et que le retour de la phonation s'expliquerait par des suppléances cérébrales plus ou moins lentement établies.

Onodi croit à l'existence d'un centre phonatoire complémentaire protubérantiel situé entre les tubercules quadrijumeaux postérieurs et la région du vague.

Brœckaert n'admet pas ce centre complémentaire et estime que le centre bulbo-phonatoire doit s'étendre plus loin que la zone indiquée par Semon et Horsley.

Centres laryngés bulbaires. — On admet en général, avec Semon et Horsley, qu'il existe dans le bulbe deux centres réflexes phonatoire et respiratoire, mais ni la physiologie ni la clinique n'ont pu en déterminer le siège et l'étendue. Cependant, par la méthode de Nissl, par la chromolyse constatée au niveau du bulbe après simple arrachement des nerfs, des recherches précises ont été entreprises par divers auteurs et notamment par Fr. de Beule, élève de van Gehuchten. D'après ces recherches, on doit placer le centre bulbaire de l'innervation motrice dans le noyau dorsal du vague dont il occupe les six huitièmes moyens, et la destruction de ce noyau réalise la position cadavérique de la corde. Brœckaert a pu confirmer ces conclusions chez le lapin. Fr. de Beule a encore prouvé que seule la moitié postérieure du noyau dorsal du vague est en connexion avec le spinal et que le centre respiratoire bulbaire siège dans le tiers antérieur du noyau moteur du larynx.

Toux laryngée. — La toux est un phénomène réflexe produit par l'excitation du nerf pneumo-gastrique. Cette excitation peut partir de divers points du corps, puisqu'on a pu distinguer des toux gastrique, utérine, auriculaire, etc. Mais le point de départ habituel se trouve dans les voies respiratoires. La toux laryngée est des plus fréquentes.

Qu'un corps étranger tel qu'un insecte, un grain de raisin, ou même un peu de boisson, surprenne la vigilance de l'épiglotte et tombe dans la cavité laryngienne, instantanément la muqueuse irritée provoque la toux, un mouvement brusque d'expiration se produit et le corps étranger et repoussé au dehors. Il peut aussi venir du dedans, c'est le cas des mucosités qui montent de la trachée. Dès qu'elles arrivent au contact des cordes vocales, elles déterminent la toux qui a pour effet de les expulser par la bouche. La sensibilité du vestibule du larynx s'émousse dans les paralysies récurrentielles (Massé) et le malade est exposé à de graves suffocations, si le bol alimentaire se détourne de l'œsophage. Les principales affections du larynx communiquent à la toux laryngée quelques caractères différentiels. Elle est coqueluchoïde ou éructante chez les tuberculeux, rauque et dure dans les laryngites chroniques et en cas de polypes du larynx. Chez les tabétiques, l'ictus laryngé suivi de syncope débute parfois par un accès de toux.

Névroses du larynx. — La répartition des nerfs du larynx en deux variétés conduit à distingner les névropathies de la sensibilité et celles de la motricité.

1° *Névroses de la sensibilité.*

Nous y trouvons *l'anesthésie du larynx*, chez les hystériques, chez les paralytiques généraux, ainsi que dans la phase agonique.

Il y a d'autre part l'*hyperesthésie du larynx* qui produit une toux graniteuse ou aboyante.

La paresthésie du larynx consiste dans une sensation de corps étranger qui disparaît

pendant les repas. Selon qu'il s'agira d'une exagération ou d'une diminution de la motricité, il y aura spasme (hyperkinésie) ou paralysie (hypokinésie).

2° *Névroses de la motilité.*

Il y a des spasmes respiratoires chez l'enfant (laryngisme striduleux) et chez l'adulte (ictus ou vertige laryngé des tabétiques). Il y a aussi des spasmes phonatoires se produisant soit à l'inspiration (hoquets, sanglots, aboiements, cris de coq), soit à l'expiration (toux nerveuse caractérisée par deux ou trois secousses sèches et reprenant à chaque expiration).

Mais les *paralysies* sont d'un intérêt plus grand. Elles sont complètes ou incomplètes, bilatérales ou unilatérales.

La paralysie du nerf laryngé supérieur immobilise le muscle crico-thyroïdien qui doit tendre les cordes vocales en rapprochant les cartilages cricoïde et thyroïde, et il en résulte que la voix devient voilée ou même rauque. Le laryngoscope montre alors les cordes détendues, laissant entre elles un espace fusiforme.

La paralysie du nerf laryngé inférieur ou récurrent réalise, suivant les cas, des types différents d'attitude glottique.

Si la paralysie atteint les rameaux qui se distribuent aux muscles adducteurs, les cordes inférieures restent très écartées les unes des autres et le sujet est complètement aphone.

Dans le cas où les rameaux des muscles adducteurs sont en cause, les cordes se tiennent en adduction constante. La voix est indemne, mais l'inspiration est gênée parce qu'à ce moment les cordes s'appliquent fortement l'une contre l'autre.

Les fibres qui vont au muscle ary-aryténoïdien sont parfois atteints isolément. Dans ce cas, au moment de la phonation, la portion postérieure intercartilagineuse de la glotte reste seule béante.

Un type fréquent est celui d'une corde en adduction permanente avec inclinaison en avant de l'aryténoïde correspondant. On l'observe après l'ablation chirurgicale d'un goitre si l'un des récurrents a été sectionné. Cette attitude de la glotte correspond aussi aux anévrysmes aortiques qui compriment l'anse du récurrent gauche.

Enfin tous les muscles peuvent être paralysés et les cordes se tiennent en position intermédiaire à l'adduction et à l'abduction.

C'est ce que l'on observe dans la *paralysie labio-glosso-laryngée*, admirablement décrite par Duchenne (de Boulogne). « Elle est, a écrit Charcot, l'expression clinique de la lésion primitive et systématique des noyaux d'origine des nerfs moteurs craniens situés dans la moitié inférieure du bulbe. » La langue se prend d'abord. Il en résulte une difficulté pour prononcer les consonnes (anarthrie), pour mastiquer et pour déglutir. Puis l'orbiculaire des lèvres est atteint, et le malade est dans l'impossibilité de siffler. Enfin les muscles du larynx sont atteints et le trouble s'ajoutant à la paralysie des lèvres, de la langue et du voile du palais conduit le malade à l'alalie complète. Il ne profère plus qu'une sorte de hurlement, caractéristique de l'affection. La mort est fatale. Elle survient dans un accès de suffocation ou dans une syncope cardiaque.

Influence des fatigues générale et locale sur le larynx. — La fatigue générale, le surmenage, influent fâcheusement sur la fonction vocale du larynx. Il en est ainsi de tous les exercices violents : courses, football, tennis, danse, etc. Les excès vénériens fatiguent surtout le registre médium. Quelques statuettes antiques témoignent que les anciens ne l'ignoraient pas, puisqu'ils allaient jusqu'à pratiquer l'infibulation à des chanteurs.

Dans un groupe d'artistes dramatiques, le premier rôle peut être responsable de la fatigue des autres parce qu'ils se mettent inconsciemment à son allure pour la vitesse ou la tonalité.

Si l'orateur poursuit son discours malgré la sensation de fatigue, on voit se produire la *crampe des orateurs*. La voix se voile, et le larynx se contracture au point que l'orateur reste complètement aphone.

La fatigue laryngée survient quand il y a surmenage ou malmenage laryngé. Le mauvais fonctionnement du larynx peut être attribuable à l'élève qui comprend mal l'enseignement de son professeur de chant ou aux systèmes fantaisistes de celui-ci. Un professeur est très nuisible s'il fait erreur sur le classement d'une voix. Une voix

déclassée ne revient à la santé que lorsqu'elle rencontre un maître plus expérimenté. Un artiste peut *forcer* sa voix sans l'enrouer à la condition de ne pas *serrer*. Forcer, c'est contracter énergiquement les muscles de la poitrine, serrer, c'est contracter violemment son larynx.

IV. — RÔLE DU LARYNX DANS LA RESPIRATION.

Placé à l'entrée de l'arbre respiratoire, le larynx est le siège de phénomènes particuliers qui coïncident avec les différentes phases de la respiration.

Quand l'ampliation de la cage thoracique se fait surtout par la base où est le diaphragme, on dit que la respiration est *diaphragmatique :* c'est ce mode de respiration qui est habituel à l'homme.

L'ampliation porte-t-elle sur les dimensions transversales, sur les parties latérales où sont les côtes, la respiration est dite *costale*.

Plus accentué, ce mode de respiration se fait principalement par le sommet de la cage thoracique, où sont les clavicules; nous avons alors la respiration dite *claviculaire*.

Tels sont les trois principaux types de respiration ; nous étudierons plus tard l'importance de ces types dans la phonation, le cri, le chant et le langage, actuellement nous ne nous occuperons que du rôle du larynx qui est d'ailleurs le même quel que soit le mode de respiration employé.

Au moment de l'inspiration, surtout dans le type de respiration claviculaire, le larynx s'abaisse ainsi que la trachée qui se dilate en même temps. Dans l'expiration au contraire, le larynx s'élève, alors que la trachée se rétrécit.

Dans l'inspiration modérée la glotte a la forme d'une ouverture triangulaire élargie dans la partie inter-aryténoïdienne; dans l'inspiration profonde la glotte s'élargit considérablement.

Au moment de l'expiration les cordes vocales se rapprochent et interceptent un triangle plus ou moins isocèle.

Rôle du larynx dans l'effort. — Pour fixer la cage thoracique, condition indispensable pour produire l'effort, on fait une inspiration profonde, puis la glotte se ferme, et les muscles expirateurs se contractent alors énergiquement. Cette occlusion de la glotte a été constatée directement chez les animaux, chez l'homme elle est prouvée par le fait que l'émission des sons s'arrête au moment de l'effort. Au contraire, l'effort terminé, il se produit une expiration bruyante (exemple des boulangers et des ouvriers qui déplacent ou soulèvent un lourd fardeau). Mais, pour être très importante, l'occlusion de la glotte n'est pas la condition *sine qua non* de la production de l'effort, car des animaux et des hommes porteurs de fistules de la trachée peuvent encore faire des efforts, mais qui sont moins violents et plus courts que si l'occlusion de la glotte était parfaite.

V. — RÔLE DU LARYNX DANS LA PHONATION.

Dans la respiration normale, la traversée du larynx par l'air se fait sans qu'il se produise, à l'expiration et à l'inspiration, de bruit particulier; à peine perçoit-on un léger souffle.

Mais certaines modifications du larynx, et surtout de la glotte, viennent-elles à se produire, le courant d'air expiré détermine alors la formation d'un *son vocal* ou *voix*. Ce sont ces modifications du larynx et de la glotte dans le but de produire la voix que nous allons étudier dans ce chapitre.

Si l'on voulait assimiler le larynx à un des instruments de musique connus, c'est certainement des instruments à anche que cet organe se rapproche le plus par conformation. Les cordes vocales inférieures, en effet, ne sont autre chose que des anches membraneuses qui offrent cette particularité de pouvoir varier à chaque instant d'épais-

seur, de longueur, de largeur et de tension. Le porte-vent est constitué par la trachée et les bronches, le tuyau sonore par les cavités supérieures à la glotte (larynx, pharynx, fosses nasales, cavité buccale).

Deux conditions sont indispensables pour la production de la voix : 1° le courant d'air expiré doit avoir une certaine pression; 2° les cordes vocales doivent être tendues. Pour entrer en vibration, les cordes vocales doivent être écartées de leur position d'équilibre par une pression d'air suffisante. Cette pression a pu être mesurée en adaptant un manomètre à la trachée dans des cas de fistule trachéale. D'après les expériences faites par Cagniard-Latour sur une jeune femme, et par Grützner sur un jeune homme, il a été possible de fixer des moyennes pour des mesures de cette pression : elle est de 160 millimètres d'eau pour les sons de moyenne hauteur, de 200 millimètres pour les sons élevés, et de 947 millimètres pour les sons les plus élevés qu'il est possible d'émettre.

Pour que la voix soit belle et d'un maniement facile, il est nécessaire non seulement que la pression d'air expiré soit suffisante, mais encore que l'appareil vocal soit régulièrement constitué. La trachée doit être régulièrement calibrée, les cordes vocales doivent être rectilignes et se rapprocher exactement; les cartilages aryténoïdes doivent avoir la forme de pyramides grêles portant à leur face antérieure une apophyse vocale bien marquée.

Le vestibule du larynx, placé, comme on le sait, entre l'épiglotte et la glotte, doit être spacieux ainsi que le pharynx dont la paroi postérieure doit former une gouttière large et très régulière de façon à mieux réfléchir les sons émis par le larynx.

Comment fonctionne le larynx dans la phonation? C'est ce qu'un examen attentif au laryngoscope va nous montrer. Chez un sujet qui respire naturellement on voit la glotte à demi entr'ouverte. Dans l'inspiration profonde la glotte s'entr'ouvre plus largement. Demande-t-on au sujet en expérience d'émettre un son aigu sur la voyelle E qui relève l'épiglotte? On voit les cordes vocales venir en contact l'une de l'autre et vibrer en oscillations rapides. Ces vibrations se voient mieux dans les notes graves parce que les cordes sont alors moins tendues.

En même temps, phénomène extérieur qu'on peut voir sur le devant du cou, le cartilage thyroïde bascule en avant sur le cartilage cricoïde, et plus la note monte, plus le thyroïde incline en avant. Ainsi sont éloignées l'une de l'autre les deux extrémités de chaque corde vocale qui se trouve tendue passivement.

Pour étudier les vibrations des cordes vocales, Alexandre Hodgkinson a eu recours à un ingénieux procédé : il insuffle dans le larynx une poudre fine d'indigo qui, se mêlant au mucus, forme un enduit mobile qui dessine des lignes nodales et des zones de vibration comme le sable sur les plaques vibrantes. Cette expérience a permis de constater notamment que l'amplitude des vibrations est plus grande au milieu qu'aux extrémités des cordes. Les sons de poitrine ou de fausset donnent des figures différentes.

Bien qu'en général le larynx s'élève vers le maxillaire inférieur quand la voix monte, pour s'abaisser quand elle descend, ces déplacements ne sont pas nécessaires, puisque d'excellents artistes ne les présentent pas.

Lermoyez, qui a fait sur le cadavre des expériences relativement à l'effet phonique de la tension passive des cordes vocales, a constaté en attachant des poids variés à l'extrémité antérieure des cordes, que la voix montait au fur et à mesure que les poids étaient plus lourds. Des larynx de cadavre ont pu donner ainsi jusqu'à trois octaves.

Lemox Browne fait remarquer que l'attitude de l'épiglotte peut modifier la qualité de la voix. Et en effet pour la voyelle A nous la voyons abaissée, tandis qu'elle se relève pour la voyelle E.

La glotte peut être comparée à l'anche des instruments de musique, du hautbois, de la clarinette, de l'orgue.

Les ventricules de Morgagni, aménagés au-dessus des cordes vocales, laissent libres leurs mouvements. Les ventricules servent aussi à renforcer le son, et ils sont très développés chez les singes hurleurs d'Amérique.

On ne doit pas confondre la *phonation*, qui a une origine essentiellement laryngée, avec l'*articulation* qui se produit dans les parties sus-laryngiennes, pharynx et bouche, que Del Sarte désignait du nom de *répercuteurs*. C'est ainsi que les laryngectomisés

n'ont plus de phonation, mais peuvent articuler avec l'air qu'ils font entrer du dehors dans leur bouche.

Contrairement à l'opinion de la plupart des physiologistes qui ne considèrent la trachée que comme un simple tuyau conduisant l'air sur la glotte, Nicaise pense que, dans certains actes physiologiques, dans la respiration forte, dans la voix, le chant, les cris, la trachée devient un véritable organe actif. Il a démontré qu'elle se rétrécit et se raccourcit pendant l'inspiration et qu'elle se dilate et s'allonge pendant l'expiration : la perfection du chant dépend du mode de contraction de la trachée qui, dilatée, tend continuellement à reprendre son diamètre normal de contraction.

Pour que la voix se produise, il faut que le courant d'air expiré présente une certaine tension afin d'assurer les vibrations des cordes vocales. Pendant l'inspiration, la pression de l'air contenu dans la trachée et les bronches est négative, c'est-à-dire qu'elle est moins forte que la pression atmosphérique. Dans la respiration calme, cette pression négative est de — 1 à — 2 millimètres de mercure. Dans l'expiration, la pression est positive; elle est de 2 à 3 millimètres de mercure dans l'expiration calme, mais cette pression est insuffisante pour faire vibrer les cordes vocales.

Cagniard-Latour, qui a mesuré la tension du courant d'air correspondant à certains sons, a trouvé sur une femme une tension de 11^{mm},75 de mercure pour les sons de moyenne hauteur et de 14^{mm},79 pour les sons élevés. La tension maxima, correspondant aux sons les plus élevés possibles, est de 96^{mm},48. Grützner a trouvé des chiffres identiques.

La hauteur ou acuité des sons est représentée par le nombre de vibrations, elle augmente avec la tension des cordes vocales et le rétrécissement de la glotte qui est le plus prononcé dans les sons très aigus. Ce sont surtout les muscles du larynx qui régissent la hauteur du son.

Le timbre vocal dépend de l'état des cordes vocales et du larynx et de la forme des cavités superposées à la glotte.

La perte de l'élasticité et de la contractibilité de la trachée diminue les vibrations des cordes vocales et produit des variations d'émission du son qui est moins intense.

Les altérations qui peuvent se produire dans la structure de la trachée, par exemple avec les progrès de l'âge, modifient sa résonance et le timbre du son. En vieillissant, la portion membraneuse s'atrophie, devient mince et flasque; les anneaux cartilagineux s'épaississent. Dans les sons aigus qui exigent le plus grand nombre de vibrations, la tension de l'air intra-trachéal est très élevée. Elle s'accompagne d'une grande dilatation de la trachée et d'une élévation du larynx. Pour Beaunis, cette ascension du larynx dans les sons aigus est un simple phénomène accessoire et sans importance essentielle pour la production du son.

La perfection du son dépend de l'harmonie qui existe entre les muscles expirateurs, les fonctions de la trachée et celle des muscles du larynx. Si l'un des trois facteurs est défectueux, il en résultera des troubles dans l'émission des sons.

Comme tous les sons le son glottique a trois qualités : l'intensité, la hauteur, le timbre.

L'intensité ou la force des sons est mesurée par l'amplitude de leurs vibrations, elle dépend de la puissance plus ou moins grande avec laquelle le courant d'air expiré frappe les cordes vocales, moins élastiques et moins souples.

(Pour la théorie physique de la phonation et du chant, voyez **Voix**.)

VI. — RÔLE DU LARYNX DANS LE CHANT.

Nous avons parlé jusqu'à présent de la voix parlée, qui n'est qu'un mode de la phonation, la voix chantée en constituant un autre. Dans le chant, le larynx a un rôle tout à fait spécial et il présente des *mouvements complexes* qui sont le résultat de l'art, et particuliers aux larynx chanteurs.

Pour étudier les jeux variés de l'appareil vocal pendant le chant, nous avons pensé que le meilleur procédé était d'examiner au laryngoscope les larynx des diverses catégories de chanteurs. Aussi bien une pratique personnelle du chant, commencée au

Conservatoire de Paris, poursuivie sous la direction de maîtres autorisés et corroborée d'une observation suivie de l'art du chant chez les artistes, me facilitait-elle cette étude.

Mes observations ont été faites sur quatre-vingt-sept chanteurs (hommes, femmes, enfants), sans compter ceux auxquels nous avons pu demander, au cours d'un examen médical, tel ou tel autre mécanisme vocal, à titre de contrôle.

Nous étudierons d'abord les *phénomènes simples* (de la nature) : gammes, voix de poitrine, voix mixte, voix de tête, passages, timbres clair et sombre.

Nous aborderons ensuite les phénomènes complexes (de l'art) : son filé, coup de glotte, trille, appogiature, notes lourées, portamento, son traîné, son coulé, notes rebattues, mordans, grupetto.

Nous ne parlerons pas de la respiration chez les chanteurs, étudiée plus haut, dans le rôle du larynx dans la respiration.

Gammes montante et descendante. — Pour mieux saisir les différentes positions des cordes vocales suivant la note émise, il est préférable de faire faire des arpèges allant du grave à l'aigu et *vice versâ*, au chanteur dont on examine le larynx. En effet, outre que le miroir laryngé serait très mal supporté pendant toute la durée d'une gamme, les variations qui pourraient se produire dans la longueur ou le rapprochement des cordes seraient très minimes d'une note à l'autre, tandis qu'elles seront bien mieux caractérisée dans les écarts de tierce ou de quarte qui constituent l'arpège.

Or nous avons pu constater en procédant ainsi que, *règle générale*, tandis que l'appareil vocal fait monter ou descendre le son, les cordes vocales ne paraissent ni se raccourcir, ni s'allonger, ni s'épaissir, ni s'amincir. La glotte conserve invariablement la même attitude. C'est aux mêmes conclusions qu'était arrivé Lermoyez par ses recherches sur le cadavre. En effet, dans sa thèse de doctorat consacrée à une Étude expérimentale sur la phonation (1886), il écrit : « Le degré d'occlusion glottique est absolument indifférent à la hauteur du son. » C'est ce que disait à peu près Müller quand il écrivait en 1839 : « A tension égale des cordes vocales, le plus ou moins d'étroitesse de la glotte n'a pas d'influence notable sur l'élévation du son. »

Ces constatations sont en contradiction absolue avec la fameuse théorie des attitudes glottiques de Mandl. Il prétendait que la glotte était largement ouverte, surtout à sa partie moyenne, dans les sons graves, que dans les sons médiums les cordes se rapprochaient un peu, surtout au niveau de leurs apophyses vocales, et qu'elles s'accolaient presque complètement dans les sons aigus. Aussi, bien que chez trois femmes nous ayons vu les deux cordes se serrer un peu l'une contre l'autre dans l'aigu, nous devons admettre que la forme glottique ne change pas, que la gamme monte ou descende. D'après la théorie la plus récente, les variations dans la hauteur de la voix sont dues au plus ou moins de tension des cordes vocales, et non à la longueur ou à la largeur de la glotte.

Dans les autres parties de l'appareil phonateur j'ai constaté : 1° que l'épiglotte s'élève à mesure que le son monte;

2° Que le voile du palais se relève de même, pour s'abaisser quand la gamme descend;

3° Aux sons aigus correspond une luette rétractée, crispée sur le bord inférieur du voile.

Voix de poitrine, voix mixte, voix de tête. — Dans la voix de poitrine, l'appareil est contracté, la glotte serrée, le thyro-aryténoïdien, muscle de la corde vocale, est contracté ainsi que le pharynx, les couches fibreuse et muqueuse de la corde vibrent comme le thorax.

Dans la voix de tête l'appareil est relâché, la glotte entr'ouverte, le muscle de la corde détendu, ainsi que le pharynx : seule la muqueuse vibre et non le thorax.

Dans la voix mixte, qui pour les maîtres de chant n'est qu'une voix de poitrine sans intensité (mi-voix, mezza voce, demi-teinte), la glotte se desserre un peu dans le sens transversal, mais elle ne prend aucunement l'attitude de fausset. La poitrine continue à vibrer, quoique plus faiblement.

Sons filés. — Le son filé consiste dans l'émission d'abord aussi faible que possible d'une note qui progressivement augmente d'intensité, arrive au maximum de force, puis s'atténue peu à peu, descendant par tous les degrés qu'elle a montés d'abord pour finir

aussi faible qu'elle avait commencé. C'est en somme un *crescendo* suivi d'un *diminuendo* que réunit un *fortissimo*. J'ai constaté que, dans ce son filé, la glotte, qui tout d'abord se montre entr'ouverte d'avant en arrière, se ferme progressivement au fur et à mesure que la note enfle. Les cordes vocales prennent surtout contact par leur portion moyenne et ce contact est d'autant plus intime que le *fortissimo* est plus intense. Les extrémités antérieure et postérieure de la glotte restent toujours légèrement entre-bâillées.

Timbres clair et sombré. — Il se produit des changements très sensibles dans l'appareil vocal du chanteur suivant que ce dernier émet le son en voix claire ou en voix sombrée. On dit également timbre clair ou ouvert, et timbre fermé ou sombré. Le timbre clair est celui du comédien, le timbré sombré celui du tragédien.

La note en timbre clair sonne vivement comme si elle éclatait au-devant des lèvres, « *a fior di labre* », disent les Italiens, tandis que la note en timbre sombré, plus arrondie, semble résonner principalement dans le fond de la bouche : c'est ce qu'on appelle encore *arrondir* la voix.

Toutes les voix doivent sombrer, arrondir le son, en arrivant au registre aigu, faute de quoi la fonction s'altère. Ainsi le baryton devra sombrer sa voix à partir du mi ^{3} ou du fa ^{3}.

La voix sombrée est surtout obtenue par un abaissement du larynx et de la langue entraînée par lui, grâce à l'os hyoïde auquel elle s'attache. J'ai constaté que le larynx s'abaissait en moyenne d'un centimètre chez l'homme et d'un demi-centimètre chez la femme.

Le coup de glotte. — Le coup de glotte est un procédé spécial qui attaque la note en mettant les cordes au contact intime, alors que d'ordinaire le son laryngien se produit par la tension et le rapprochement des cordes vocales sans que leur contact soit nécessaire.

Les partisans du coup de glotte (Garcia, Faure) font valoir qu'il empêche toute déperdition d'air avant l'attaque du son et qu'il assure à la note plus de précision et de netteté. Ses détracteurs estiment qu'en faisant abandonner les contractions progressives le coup de glotte peut produire des altérations irrémédiables des cordes vocales.

Les larynx que j'ai examinés à ce point de vue spécial exécutaient le coup de glotte de deux façons assez différentes. Sur les uns, l'épiglotte s'abaissait, les cordes vocales supérieures se contractaient jusqu'à venir presque au contact et elles y arrivaient même parfois. Les cordes vocales inférieures s'appliquaient brusquement et fortement l'une contre l'autre. Tout en un mot réalisait le phénomène connu en physiologie sous le nom d'effort. Ce n'était pas seulement le coup de glotte, mais, qu'on me passe l'expression, « coup de larynx » dans son ensemble. C'est le faux coup de glotte qui amène promptement des altérations du larynx et de tout l'appareil vocal. Sur d'autres larynx bien plus nombreux et mieux entraînés à cet exercice, j'ai vu simplement les cordes vocales inférieures venir au contact intime l'une de l'autre, puis se desserrer un peu dans la suite de l'émission. Les cordes vocales supérieures n'entraient pas en contraction et l'épiglotte ne s'abaissait pas vers le larynx. Cette modalité constitue le vrai coup de glotte, qui, ne demandant pas d'effort, ne peut entraîner de suites fâcheuses.

Le *trille* ou *cadence* est une succession rapide de deux notes voisines, obtenue par une agilité de l'organe qu'on ne rencontre dans aucun autre des jeux du chant. Garcia nous dit, en effet, que les vibrations du trille sont de 200 degrés du métronome de Straëtzel, tandis que la plus grande agilité que puisse obtenir la vocalisation ne dépasse pas 152 degrés.

J'ai examiné les larynx de plusieurs artistes exécutant le vrai trille, en prenant la précaution de faire triller sur la voyelle E et de ne pas trop retenir au dehors la langue du sujet. Voici ce que j'ai constaté :

Les cordes vocales sont immobilisées dans un léger écartement. On n'y voit ni rapprochement, ni allongement; les bandes ventriculaires ou cordes vocales supérieures sont animées d'un mouvement rapide, mais très court, de rapprochement et d'écartement. Un mouvement identique, mais beaucoup plus accusé, agite les replis aryténo-épiglottiques qui forment la circonférence supérieure du larynx. C'est principalement sur ces replis que le mouvement du trille s'accuse et s'observe bien. L'épiglotte s'agite d'avant en arrière, comme vibrante, s'abaissant et se relevant aussi vite que les deux notes

voisines se succèdent; la base de la langue la suit dans ses oscillations, les piliers postérieurs du pharynx—et cette particularité est constatable sans miroir, au simple examen de l'arrière-bouche — se rapprochent et s'éloignent l'un de l'autre, entraînés dans une oscillation de même vitesse. Parfois la luette exécute de légers mouvements d'avant en arrière.

Le mécanisme du trille se réduit, en somme, à un mouvement très rapide qui rapproche et éloigne successivement toutes les parties sus-glottiques de l'axe du tuyau vocal. C'est donc un phénomène sus-glottique et non un phénomène glottique.

Étendue physiologique et catégories de la voix humaine. — Je crois utile dans cette étude physiologique d'indiquer sommairement l'étendue moyenne des diverses catégories de voix, telles que l'art les utilise.

On distingue deux variétés de ténors d'opéra :

1° Le fort ténor (*tenore di forza*, des Italiens), tels Duprez, Alvarez, Tamagno;

2° Le premier ténor, tel que Mario, Nicolini, Vaguet, qui a la même étendue que le premier, mais moins de volume.

Les voix de ténor d'opéra-comique (Clément) et de baryton (Battaille, Faure, Renaud, Noté) sont les plus fréquentes chez l'homme.

Les basses ordinaires ne vont guère plus bas que l'*ut* au-dessous des lignes, les voix russes descendent aisément au *la*. Dans le cimetière de Saint-Pétersbourg on peut voir la tombe d'un de ces chanteurs qui fut surnommé le *contre-fa*, car il descendait de deux lignes encore. Le langage russe appelle ces basses *les creuseurs*.

La voix de *mezzo soprano* est la plus répandue chez les femmes. Il se rencontre des voix particulièrement étendues. C'est ainsi que l'Alboni parcourait près de trois octaves, et son passage était insensible.

Quant aux larynx de ces diverses catégories de chanteurs, chez le ténor, la trachée et les résonateurs sus-glottiques sont relativement courts dans le sens vertical. Le larynx s'évase de bas en haut, et le thyroïde n'accuse pas sa saillie sous la peau. Les cordes vocales sont courtes. Elles ont de plus, d'après Joal, un aspect caractéristique du genre ténor; leur bord externe est curviligne, cintré, ce qui tiendrait au raccourcissement du diamètre antéro-postérieur du larynx.

Chez la basse, le thyroïde est saillant. Le pharynx, le larynx, la trachée sont allongées verticalement. Les cordes sont longues.[1]

Le *baryton* présente des caractères intermédiaires au ténor et à la basse.

Chez le *soprano*, le thyroïde est peu saillant; le larynx est petit comme chez l'enfant, cylindrique. Les cordes sont courtes.

Le *contralto* a un larynx plus grand et des cordes longues. Le cartilage thyroïde soulève la peau du cou.

Le *mezzo-soprano* présente des caractères intermédiaires entre le soprano et le contralto.

L'appareil vocal aux divers âges. — Les organes de la voix se modifient assez sensiblement aux divers âges de la vie.

L'enfant, dont le larynx est très petit, n'a pas encore son *timbre* personnel. On reconnaît difficilement un enfant au son de sa voix. C'est vers l'âge de trois ans que quelques enfants commencent à moduler. Vers la quinzième année chez les garçons et vers la treizième chez les filles apparaît la *mue*, beaucoup plus accentuée chez les garçons. Il se produit un enrouement prolongé : le larynx agrandit toutes ses dimensions du double environ. Le cartilage thyroïde devient plus saillant et au laryngoscope on constate que le larynx est uniformément congestionné, que les cordes vocales sont notablement plus allongées que chez l'enfant.

Quand l'homme est mutilé avant la puberté, son larynx ne subit pas l'évolution de la mue et sa voix garde le caractère infantile, eunuchoïde, des castrats.

Cette voix infantile peut d'ailleurs exister chez certains sujets normaux constituant ainsi une *mue prolongée* que des leçons d'orthophonie corrigeront aisément.

Comme je l'ai déjà dit, le phénomène de la mue est moins sensible chez la femme. Je l'ai étudié sur un jeune contralto qui arrivait à la puberté. Ses cordes étaient congestionnées et sa voix se couvrait d'un voile, « d'un brouillard », suivant son expression, dans le passage de la voix de poitrine à la voix de tête.

Ch. Labus estime que l'homme n'est en possession complète de toutes ses facultés vocales que vers 30 ans environ et la femme vers 28 ans. L'ossification des cartilages du larynx commence vers 40 ans chez l'homme et seulement vers 70 ans chez la femme. Entre 50 et 60 ans les articulations s'enroidissent, les muscles perdent de leur tonicité, et la voix devient cassée, chevrotante. Les voix graves se conservent plus longtemps que les voix aiguës.

VII. — LARYNX ARTIFICIELS.

Il était naturel qu'après la laryngectomie, on cherchât à rendre au malade un semblant de voix qui lui permît de converser avec ses semblables et lui rendît ainsi moins pénible son infirmité.

C'est là l'origine des larynx artificiels dus à l'ingéniosité de divers praticiens durant ces dernières années.

Quoiqu'on n'ait pas obtenu, jusqu'à ce jour, des résultats excellents, on ne saurait trop encourager les recherches dans cette voie. Malheureusement, même si l'on pouvait parvenir à remplacer l'organe naturel, le patient ne saurait en tirer un grand profit, car, opéré dans la plupart des cas pour une affection cancéreuse, il ne tarde pas à succomber des suites d'une infection secondaire.

Passons en revue les diverses méthodes qui ont été proposées pour constituer les larynx artificiels; les unes, uniquement *chirurgicales*, cherchent par l'autoplastie à reproduire les diverses parties qui composent le larynx normal; les autres, plutôt mécaniques, ont pour but de remplacer le larynx naturel par un *instrument* qui en remplira les fonctions.

La première méthode a été pratiquée avec un certain succès par Goris (de Bruxelles). Ce chirurgien a cherché à reconstituer un larynx par l'autoplastie à l'aide d'un lambeau prélevé sur le sternum et suturé aux tissus cervicaux de façon à réaliser l'épidermisation de la cavité.

Le lambeau a la forme d'un trapèze à grand côté inférieur et des dimensions d'un tiers supérieures à celles de la cavité à tapisser; il est relevé, replié sur lui-même, face cruentée en avant, puis situé par ses bords latéraux au fond de la cavité pour former un larynx, en ramenant par-dessus les tissus du cou préalablement décollés. Huit jours après, section du pédicule et division du lambeau sur la ligne médiane. Les bords inférieurs sont ourlés de façon à former des saillies analogues aux ventricules du larynx. Il y eut un certain rétrécissement consécutif. Cette intervention permit au malade de se faire comprendre par la voix chuchotée.

Dans le même but, Ricardo Botey tapissa la cavité opératoire avec des greffes dermo-épidermiques prises sur le bras. Il obtint ainsi une cavité cutanisée, établissant une libre communication entre la bouche et les voies aériennes et rendant possible le rétablissement d'une phonation à sons graves, sans appareil prothétique.

Un autre laryngectomisé avait, à la suite de l'opération, sans intervention spéciale dans le but de constituer un larynx, une voix forte et timbrée, quoique monotone.

Cette particularité serait due, d'après Forns, au fait qu'il suffit d'un son ou d'un bruit originaire des cavités intra-glottiques et modulant dans les cavités supérieures pour produire la voix.

Un exemple curieux de voix produite sans appareil et sans autoplastie nous est fourni par un opéré de Gottstein. Le praticien avait confectionné un appareil qui semblait donner tous les résultats désirables au point de vue de la phonation. Mais, loin de se résigner au port de cet appareil gênant, l'opéré s'exerça à parler sans son secours et put arriver, aidé des conseils du médecin, à prononcer normalement et à chanter à haute voix dans l'étendue d'une octave. Une étude attentive du cas montra que le son était produit au niveau d'un reste d'épiglotte avec l'aide des replis glosso-épiglottiques et autres bandes musculaires. L'air était fourni à ce nouvel instrument vocal par une poche cervicale qui s'était formée à la place occupée avant par le larynx. Le cou se gonflait avant l'émission des sons et s'affaissait durant la phonation qui se trouvait interrompue par une nouvelle prise d'air.

Arrivons maintenant aux larynx artificiels proprement dits, c'est-à-dire aux appareils qui, placés entre la trachée d'une part et la cavité buccale d'autre part, ont pour but de reproduire la voix humaine.

A cet effet, Gottstein construisit un appareil qui reliait, au moyen d'un tuyau extérieur flexible l'orifice trachéal à la cavité buccale; dans ce tuyau se trouvait une glotte artificielle mise en mouvement par la colonne d'air expirée par la trachée et sortant par la bouche. Le patient parlait d'une voix haute et distincte, quoiqu'un peu monotone, si bien qu'il put reprendre son service dans une compagnie de chemin de fer.

Pour maintenir l'orifice trachéal aussi indépendant que possible de la cavité buccale, on a placé le larynx artificiel à l'extérieur. Ce larynx était composé de deux parties, l'une trachéale, l'autre pharyngienne, réunies entre elles au moyen d'un tube en caoutchouc flexible afin de faciliter les mouvements d'extension et de flexion du cou.

La partie pharyngienne constituée par un petit tube métallique traverse par une de ses extrémités l'orifice cervical ménagé au-dessous de l'os hyoïde et porte une soupape permettant le passage pharyngien de l'air tout en empêchant le recul des liquides (la soupape de caoutchouc est la mieux tolérée et n'entrave pas la déglutition). A l'autre extrémité du tube, l'extrémité externe est recourbée en bas, et est destinée à recevoir l'embout en argent terminant en haut le court tube en caoutchouc qui relie les deux parties du larynx. Cette portion du larynx est maintenue par deux rubans attachés aux deux extrémités de la plaque et liés derrière les oreilles ou derrière la nuque.

La partie trachéale de ce larynx artificiel n'est autre chose qu'une canule à trachéotomie dont la canule interne dépasse en avant de près de deux centimètres la plaque mobile de la canule externe et porte un petit tube d'argent par lequel elle se relie à la partie pharyngienne de l'appareil.

Le malade porteur de cet appareil respire par l'orifice externe de la canule trachéale, comme un simple trachéotomisé, et, lorsqu'il veut parler, il n'a qu'à mettre son doigt sur cet orifice pour faire passer l'air par le tube en caoutchouc et la partie pharyngienne de l'appareil.

Le larynx placé, on comprenait facilement le malade. L'air de l'extérieur aspiré par les mouvements de la bouche et du pharynx passait en quantité suffisante pour donner une certaine intonation aux mouvements de la bouche et des lèvres et rendre les mots complètement compréhensibles. D'ailleurs la partie de la canule interne qui portait le tube en caoutchouc étant recourbée en bas, une partie de la colonne d'air expirée ne pouvait qu'être engagée vers ce tube pour arriver de là à la bouche.

Lorsque le malade bouchait avec son doigt l'orifice externe de la canule, tout l'air pulmonaire étant chassé vers la bouche, il se produisait une voix chuchotée très forte. A l'aide de ce larynx le malade avalait très bien sans que la moindre parcelle d'aliment pénétrât dans la partie trachéale.

Enfin signalons le larynx artificiel présenté par Jaboulay et construit par Martin (de Lyon). Cet appareil permettait au malade de respirer, boire, manger et parler très distinctement.

VIII. — PHYSIOLOGIE COMPARÉE.
LA VOIX DES ANIMAUX.

La production de la voix chez tous les animaux est identique à peu près à celle de l'homme, mais elle se fait d'une manière moins parfaite. Elle est toujours plus ou moins monotone, et est constituée par des bruits plutôt que par des sons musicaux. Chez certaines espèces, la phonation proprement dite fait défaut et la voix ne consiste qu'en un bruit de souffle faible et sourd. Parfois cependant elle acquiert une puissance très grande et un éclat strident qui dépendent de l'action des résonateurs. Nous passerons rapidement en revue les principales espèces animales au point de vue de la phonation.

Denicker et Boulart, dans un travail très intéressant, ont montré qu'il existe chez les singes anthrophoïdes, notamment chez l'orang-outang, de vastes sacs laryngiens placés de chaque côté du larynx. Ces sacs laryngiens ne sont autre chose que les ventricules de Morgagni très amplifiés, au point de s'accoler en avant. On a vu chez cer-

tains orang-outangs des prolongements de ces sacs jusque dans la nuque et dans la région axillaire[1].

On trouve également des ventricules très amples chez le cheval. Il existe même chez cet animal un sinus sous-épiglottique, limité en bas par un repli muqueux transversal, qui constitue une sorte de corde vocale vibrant comme les autres cordes. Le hennissement est spécial au cheval entier; il n'existe pas chez la jument et chez le cheval hongre, qui ont une voix plus aiguë et plus terne.

Le braiement de l'âne est dû à une série d'inspirations et d'expirations précipitées, comme convulsives. Il se compose de deux temps bien distincts. Pendant le premier temps, le son est aigu et résulte d'une forte aspiration, tandis que dans le deuxième, le son est grave et engendré par l'air expulsé des poumons.

Le porc possède une glotte très étroite, et, d'après Colin, les sons graves du grognement seraient dus aux vibrations de l'air dans les ventricules.

Chez le bœuf, les cordes vocales font à peine saillie sur les parois latérales du larynx, et il n'y a pour ainsi dire pas de ventricules. On s'explique ainsi que cet animal ne puisse émettre que des mugissements sourds. Le mugissement du bœuf résulte de modifications successives de la voix laryngienne qui sont attribuables à des changements de position dans diverses parties de la bouche et présentent une grande analogie avec certains sons de la voix humaine.

Chez tous les carnassiers, et chez le chien en particulier, les ventricules sont vastes et l'épiglotte longue.

Les oiseaux possèdent deux larynx, l'un situé à l'extrémité supérieure de la trachée, et l'autre à son extrémité inférieure. Le larynx supérieur est constitué par une simple fente allongée, entourée de pièces résistantes, mais sans replis ni muscles. Ce n'est pas en passant dans son intérieur que l'air est mis en vibration.

Le vrai centre de la phonation est le larynx inférieur ou syrinx. Immédiatement au-dessus de lui les anneaux trachéaux se soudent et se renflent pour former le *tambour*. Entre l'extrémité supérieure des deux bronches se trouve la *membrane tympaniforme de Cuvier*, qui va s'attacher à une petite saillie osseuse, l'*éperon*. Chez les oiseaux chanteurs existe un petit repli, la *membrane semi-lunaire de Savart*, qui est disposée au-dessus de l'éperon osseux. Cette membrane se trouve chez le rossignol, l'alouette, la fauvette. Enfin, sur le troisième anneau de chaque bronche, il existe un dernier repli membraneux susceptible de vibrer.

Cinq paires de muscles allant de la trachée aux bronches et servant à tendre les diverses membranes tympaniformes et semi-lunaires représentent la partie musculaire de ce larynx inférieur chez les oiseaux chanteurs. Toujours nombreux et variés chez les oiseaux chanteurs qui peuvent avoir 5, 6, et même 7 paires de muscles intrinsèques, ces muscles diminuent de nombre chez les oiseaux dépourvus de talent musical, et le syrinx de certaines espèces n'en possède qu'une paire. La trachée des oiseaux est d'ailleurs très longue, et elle peut, sous l'action des muscles sterno-trachéens et cléido-trachéens, s'allonger et se raccourcir : cette particularité de la trachée des oiseaux a été bien démontrée par Cuvier.

Nous avons dit précédemment que, chez les oiseaux, le vrai centre de la phonation était le larynx inférieur; en effet, Cuvier a pu sectionner la trachée chez un merle et chez une pie, sans amener aucune modification de la fonction vocale.

Bien qu'il soit démontré par cette expérience que le larynx supérieur n'intervient pas directement dans la phonation, il est certain qu'il a son utilité, car c'est par les modifications apportées à ses deux larynx et à sa trachée que l'oiseau chanteur arrive à une perfection et à une variété de mélodies exquises. C'est en raccourcissant ou allongeant sa trachée, grâce à ses muscles sterno-trachéens et cleido-trachéens, qu'il réalise l'étendue de son clavier vocal.

De même que chez l'homme, le larynx n'est pas tout chez l'oiseau, et tel chanteur, qui a un appareil vocal très perfectionné, peut avoir une mauvaise voix. Cette particu-

1. Les gibbons ont un hurlement assourdissant.

Les alouates de l'Amérique méridionale, appelés singes hurleurs par les voyageurs, ont un larynx pourvu d'un résonateur hyoïdien, qui augmente considérablement la puissance de leur voix, laquelle peut être perçue, dit-on, à un kilomètre de distance.

larité n'avait pas échappé à Cuvier qui estimait qu'outre le larynx, il fallait faire intervenir l'ouïe et l'instinct dans la perfection du chant de l'oiseau.

Il n'est pas douteux en effet, que le talent de l'oiseau se perfectionne par l'ouïe ; tel merle, par exemple, peut augmenter considérablement son répertoire par l'imitation ; au contraire, tel rossignol isolé de ses semblables peut perdre la plus grande partie de ses mélodies. C'est parce qu'ils ont fait cette remarque que les éleveurs ne manquent jamais de mettre un bon chanteur dans chaque volière, afin d'améliorer les voix des autres, et de leur donner le ton. L'hérédité intervient, et les progrès acquis par l'imitation peuvent se transmettre à la progéniture.

Le perroquet, chez lequel on s'attendrait à trouver un larynx très compliqué, ne présente rien de spécial. Fait curieux, le larynx du perroquet a même moins de muscles que celui des oiseaux chanteurs. Chez cet animal le larynx inférieur ne se compose que de trois paires de muscles dont deux agissent comme constricteurs de l'orifice glottique et comme tenseurs de la membrane tympaniforme, tandis que la troisième a une fonction dilatatrice. Son langage lui vient surtout d'un instinct d'imitation particulièrement développé.

Le perroquet n'est d'ailleurs pas le seul oiseau qui soit capable d'articuler. La pie, par exemple, articule, quoique à un degré moindre, et, dans son *Histoire des Animaux*, Pline raconte que certains rossignols articulaient le grec et le latin et que les corbeaux éclos dans le temple de Castor et Pollux saluaient de leur nom Tibère et les jeunes Césars.

Ce n'est pas tout ; dans un mémoire communiqué à l'Académie royale des Sciences en 1715, Leibniz prétend avoir entendu un chien prononcer une trentaine de mots (!!). Toutes ces observations manquent de rigueur scientifique et ne présentent qu'un intérêt historique. Il est toutefois incontestable que certaines espèces volatiles d'Amérique poussent la faculté d'imitation à l'extrême. Certains oiseaux de ces régions, tels que la grive persifleuse du Mexique et l'oiseau-moqueur des États-Unis, arrivent à imiter le chant de toutes les variétés d'oiseaux qui les entourent.

Au point de vue de la phonation, on peut, d'après Milne Edwards, diviser les oiseaux en plusieurs catégories.

Nous avons d'abord les oiseaux *chanteurs* et parmi ceux-ci on peut ranger le rossignol, la fauvette et beaucoup d'autres petits passereaux. Puis viennent les oiseaux *jaseurs* ou *moqueurs* (pies et perroquets), les oiseaux *siffleurs* (chevaliers), les oiseaux *criards* (coq, martin chasseur, etc.), les *roucoulants* (colombe) et enfin les *tambourineurs*. (Voir **Oiseaux.**)

L'appareil vocal des poissons n'est pas rattaché à leur appareil respiratoire, et, par diverses expériences faites, notamment sur les trigles, Dufossé a remarqué que les vibrations occasionnant le grognement spécial à ce groupe sont dues surtout à la contraction de certains muscles intercostaux ; ces vibrations seraient renforcées par la résonance de la vessie natatoire voisine de ces muscles.

Chez certains insectes la production du bruit est due au frottement de la tête contre le protothorax. La stridulation des sauterelles est due au frottement des élytres l'un au-dessus de l'autre.

Le bourdonnement est causé par les vibrations de l'air qui en s'échappant de l'appareil respiratoire frotte contre les bords élastiques des stigmates situés à la base des ailes.

Chez les cigales, le mâle seul produit des sons, et l'appareil producteur de ces sons a une structure très compliquée : il est double, symétrique et logé dans la partie postérieure du larynx et la partie adjacente de l'abdomen. (Voir **Insectes.**)

CASTEX.

Bibliographie. — Pour la bibliographie de la Physiologie de la Phonation, nous renvoyons aux articles **Laryngés** (nerfs) et **Voix.**

La nombreuse bibliographie qui se rapporte à la laryngoscopie, aux larynx artificiels, est surtout médicale.

Quant aux travaux sur le larynx dans la série animale, ils sont presque uniquement d'ordre anatomique.

LASERPITINE — ($C^{24}H^{36}O^7$). Substance cristallisable qu'on extrait de racines de *Laserpitium latifolium.*

LATHYRISME. — On a désigné sous ce nom des accidents de paralysie, d'ataxie, d'impotence, survenant chez des individus ayant fait consommation de blé de sarrasin (*Polygonum fagopyrum* L.) ou de *Lathyrus cicera, L. clymenum*, etc. Il est vraisemblable que ces symptômes d'intoxication sont dus à l'action de champignons parasites. Chez les animaux on a observé aussi des phénomènes analogues : pneumonies, dermatites, et quelquefois convulsions.

LAUDANIDINE — ($C^{20}H^{25}NO^4$). Un des alcaloïdes de l'opium découvert par Hesse en 1870. Corps très voisin de la laudanine.

LAUDANINE ($C^{20}H^{25}NO^4$), un des alcaloïdes de l'opium, isomère de la laudanidine (Hesse, 1870).

LAUDANOSINE. — Un des alcaloïdes de l'opium découvert par Hesse en 1871. C'est l'éther méthylique de la laudanine.

Pictet et Athanasescu, Pictet et Finkelstein (*D. chem. Ges.*, xlii, 1979) en ont fait la synthèse, première synthèse d'un des alcaloïdes de l'opium. En faisant réagir l'homovératrylamine et l'acide homochlorovératrique ils obtinrent la dihydropapavérine; le dérivé chlorométhylé de cette dihydropapavérine, étant traité par l'acide chlorhydrique et la poussière de zinc, a donné de la laudanosine.

La laudanosine cristallise en aiguilles qui fondent à 89°.

Elle est plus toxique que la papavérine, n'a pas de propriétés narcotiques, mais est plutôt convulsivante, comme la thébaïne. L'étude détaillée en a été faite par A. Babel, au point de vue physiologique, dans le laboratoire de Mayor, à Genève (*Rev. méd. de la Suisse romande*, 1899. *Étude comparative de la laudanosine et de la papavérine au point de vue pharmacodynamique*, t. à p., 32 p.). V. aussi Wortmann, *Beitr. zur Kenntniss der Wirkung des Laudanosins. Th. in. Marburg*; 1874) et Falck (*Leipzig. physiol. Arbeit*, 1875, xi, 25). Chez la grenouille, la laudanosine est plus toxique que la papavérine, dans le rapport de 1 à 2,7, et n'a pas d'action narcotique. Chez le lapin, la différence est plus grande encore, puisque, en injection hypodermique, la laudanosine est 16 fois plus toxique, de 0,03 par kil.

Les phénomènes convulsifs dominent la scène de l'intoxication (chez le lapin) et cependant la pression artérielle baisse notablement. Malgré la différence de toxicité, la laudanosine a des effets très analogues à ceux de la papavérine et aussi de la thébaïne; le coefficient de toxicité pour 1 kilo serait :

Thébaïne	0,013
Laudanosine.	0,021
Codéine.	0,062
Papavérine	0,070

LAURINE. — Substance cristallisable dans l'alcool et insoluble dans l'eau, qu'on trouve dans les baies de *Laurus nobilis* ($C^{22}H^{32}O^3$).

LAURIQUE (Acide) ($C^{12}H^{24}O^2$). — Acide gras de la série $C^nH^{2n}O^2$. On le trouve dans divers produits végétaux (baies de laurier, beurre de coco) et dans le blanc de baleine en petite quantité. Point de fusion : 43°,5.

LAUROTÉTANINE ($C^{19}H^{23}O^5N$). — Alcaloïde que Greshoff a extrait des lauracées de Java, et Filippo de *Tetranthera citrata* (*Arch. d. Pharm.*, 1898, 236, 605).

LAVOISIER (Antoine-Laurent), né à Paris le 16 août 1748, décapité le 8 mai 1794, passe avec raison pour le fondateur de la chimie moderne, mais il appartient à la physiologie par l'importance des découvertes qu'il a faites dans le

domaine des sciences biologiques. Ne suffit-il pas de citer la découverte de la respiration des animaux et celle de l'origine de la chaleur animale?

Fils d'un procureur au Parlement de Paris, devenu avocat en 1764 après de brillantes études au collège Mazarin, Antoine Lavoisier comptait suivre la carrière paternelle: cependant il se sentait porté vers les sciences naturelles et occupait volontiers ses loisirs à des observations variées sur la botanique, l'astronomie, la géologie; il s'intéressait à une foule de problèmes scientifiques tels que le tonnerre, les aurores boréales, le passage de l'eau à l'état de glace, etc.; dès cette époque il commença à recueillir des observations quotidiennes qu'il continua toute sa vie sur la corrélation entre les oscillations barométriques et la prévision du temps.

En 1765, l'Académie de Paris mit au concours le sujet suivant : « *Le meilleur moyen d'éclairer, pendant la nuit, les rues d'une grande ville, en combinant ensemble la clarté, la facilité du service et l'économie.* »

Lavoisier se proposa de résoudre ce problème; le mémoire qu'il présenta lui valut une médaille d'or, remise le 9 avril 1764.

C'est en réalité dans les recherches que Lavoisier s'imposa à ce propos qu'il faut trouver le point de départ des découvertes importantes auxquelles il fut conduit de la manière la plus impérative par la puissance de son esprit.

Paris était, à cet époque, éclairé par des lanternes à chandelles; pour comparer le pouvoir éclairant des lampes à huile et celui des chandelles, Lavoisier s'enferma pendant six semaines dans une chambre tendue de noir; il conduisit ses expériences avec une admirable méthode, marquant à quelle distance il pouvait lire les caractères d'un livre, essayant différents modèles de lampe, étudiant et notant toutes les particularités du pouvoir éclairant et de la combustion. C'est ainsi qu'il fut amené à constater que celle-ci ne se fait pas sans air... L'air passait cependant pour un élément indécomposable. En faisant brûler du phosphore sous une cloche de verre, Lavoisier constata bientôt qu'il n'en était pas ainsi. Voici le procès-verbal abrégé de cette expérience fondamentale :

« J'ai mis dans une capsule d'agate 8 grains de phosphore de Kunckel; j'ai placé cette petite capsule sous une cloche de verre renversée dans de l'eau et j'ai introduit, avec un entonnoir recourbé, une petite couche d'huile à la surface de l'eau. J'ai ensuite fait tomber sur le phosphore le foyer d'une lentille de verre de 8 pouces de diamètre. Bientôt le phosphore a fondu, puis il s'est allumé en donnant une belle flamme... Dans le premier instant l'eau de la cloche a un peu baissé, en raison de la dilatation occasionnée par la chaleur; mais bientôt elle a commencé à remonter sensiblement... et lorsque les vaisseaux ont été refroidis elle s'est arrêtée à un pouce 5 lignes au-dessus de son premier niveau... L'absorption d'air avait été de un cinquième de la quantité d'air totale contenue dans la cloche... *Il se fait donc une combinaison d'une partie de l'air avec la vapeur du phosphore pendant la combustion ; cette partie est d'un cinquième, jamais plus; le gaz restant est irrespirable, impropre à obtenir la combustion...* » Et Lavoisier se demande : Existe-t-il différentes espèces d'air[1]?

C'est à dessein que nous citons ce texte : il montre comment les premières expériences sur la combustion en vase clos ont conduit Lavoisier à la solution du problème de la respiration des animaux ; et ce texte est encore intéressant à cet autre point de vue qu'il montre la parfaite exactitude des observations faites : Lavoisier ne soupçonnait pas encore à ce moment l'existence de l'oxygène et on voit qu'il a fixé avec précision la proportion de ce gaz qui existe dans l'air ; la lecture de toute l'œuvre de Lavoisier conduit invariablement à cette remarque que tout est vrai, que tout est resté vrai, dans ce qu'il a décrit.

Aux Pâques de 1775, Lavoisier lut à l'Académie un mémoire dans lequel il établit que « l'air atmosphérique n'est pas un élément » mais un mélange d'oxygène avec quatre cinquièmes d'un gaz irrespirable, impropre à entretenir la vie.

Sans doute Lavoisier était au courant des découvertes alors toute récentes des physiciens anglais : Bayle, en avril 1774, avait chauffé l'oxyde de mercure et recueilli dans une cornue de verre un gaz que Priestley, au mois d'août de la même année, déclarait

1. *Œuvres de Lavoisier*, t. II, p. 122.

être de l'oxygène. Mais Lavoisier avait expérimenté de son côté de façon géniale et son esprit pénétrant, allant au delà du fait isolé, s'élevait aussitôt à la généralisation la plus haute : « Je hasarde, disait-il modestement, de proposer aujourd'hui à l'Académie une théorie nouvelle de la combustion, ou plutôt, pour parler avec la réserve dont je me suis imposé la loi, une hypothèse à l'aide de laquelle on explique d'une manière très satisfaisante tous les phénomènes de la combustion, de la calcination et même, en partie, ceux qui accompagnent la respiration des animaux. »

C'est de 1775 que date cette autre expérience :

« Un moineau fut mis sous une cloche remplie d'air et reposant à la surface du mercure; la partie vide de la cloche était de 31 pouces cubiques; l'animal cessa de vivre au bout de 55 minutes... Cet air était vicié, impropre à entretenir la combustion. »

Il est possible de suivre dans les expériences successives de Lavoisier tout le travail de son esprit chercheur, travail qui devait aboutir à la rédaction du premier mémoire sur la respiration des animaux, en 1777 : « Il se fait dans le poumon un échange : d'une part, l'air éminemment respirable est absorbé; de l'autre part, le poumon restitue à sa place une portion d'acide crayeux aériforme presque égale en volume. »

Sous le nom d'acide crayeux aériforme, Lavoisier désigne le gaz qui se dégage de la craie en présence d'un acide. « L'air de la respiration précipite l'eau de chaux, écrit-il le 3 mai 1777... L'air vicié par la respiration contient près d'un sixième d'un acide aériforme parfaitement semblable à celui qu'on retire de la craie... »

Nous ne pouvons passer en revue toutes les publications de Lavoisier : nous n'avons à considérer son œuvre qu'au point de vue de la physiologie. Nous venons de voir à quel point on ferait erreur en considérant Lavoisier comme un chimiste que les circonstances auraient amené sur le tard à appliquer à la physiologie quelques-unes de ses découvertes.

Bien au contraire : la théorie de la combustion est née dans son esprit dès l'instant où il a institué ses premières expériences; elle se compléta peu à peu; c'est en 1777 que Lavoisier rattacha la production de la chaleur animale à la combustion du charbon dans l'économie[1], mais lui-même nous dit que dès 1772 il avait conçu tout l'ensemble du système publié depuis[2] et dans cet ensemble il comprend la théorie de la respiration.

Le « Mémoire sur la chaleur » est daté de 1780. Lavoisier et de Laplace partent de ce principe que « toutes les variations de chaleur, soit réelles soit apparentes, qu'éprouve un système de corps en changeant d'état se reproduisent dans un ordre inverse lorsque le système repasse à son premier état ». On remarquera que cet énoncé implique l'idée de la conservation de l'énergie.

Lavoisier construit le calorimètre à glace; il rend compte des premiers résultats obtenus dans les expériences faites au moyen de cet appareil. C'est dans le quatrième chapitre de ce mémoire que se trouve pour la première fois établi avec précision le rapport entre la combustion du carbone dans l'organisme et la production de la chaleur animale : « On a vu précédemment, dit Lavoisier, que dans la combustion du charbon la formation d'une once d'air fixe (acide carbonique) peut fondre 26 onces, 692 de glace; en partant de ce résultat on trouve que la formation de 224 grains d'air fixe doit en fondre 10 onces, 38. Cette quantité de glace fondue représente conséquemment la chaleur produite par la respiration d'un cochon d'Inde pendant 10 heures[3]...

« La respiration est donc une combustion, à la vérité fort lente, mais d'ailleurs parfaitement semblable à celle du charbon ;... la chaleur développée dans cette combustion se communique au sang qui traverse les poumons et de là se répand dans tout le système animal. Ainsi l'air que nous respirons sert à deux objets également nécessaires à notre conservation : il enlève au sang la base de l'air fixe dont la surabondance serait très nuisible; et la chaleur que cette combinaison dépose dans les poumons répare la perte continuelle de chaleur que nous éprouvons de la part de l'atmosphère et des corps environnants. »

1. *Œuvres de Lavoisier*, t. II, p. 232.
2. *Ibidem*, p. 104.
3. *Ibidem*, t. II, p. 330.

Dans la série des mémoires de Lavoisier on peut suivre le développement initial de toutes nos théories modernes sur la respiration et même sur l'origine de l'énergie dans les êtres vivants. Nous ne pouvons résister au désir de faire encore quelques citations qui se rapportent à ce sujet : dans un mémoire lu à la Société de médecine en 1785 et publié dans le *Recueil des mémoires*, tome III, parlant des altérations qu'éprouve l'air respiré, Lavoisier, après avoir établi que l'atmosphère contient 25 parties d'un air éminemment propre à la respiration et 75 parties d'un fluide irrespirable, le gaz azote, écrit ce qui suit :

« Des différentes substances qui entrent dans la composition de l'air de l'atmosphère, l'air vital est la seule qui soit essentielle au maintien de la respiration; le gaz azote n'y concourt en rien, si bien qu'on pourrait même substituer à ce gaz un autre fluide... pourvu que ce fluide n'eût point de qualité irritante ou délétère.

« Pour bien connaître le genre d'altération qui arrive à l'air lorsqu'il a été respiré par les animaux, j'ai introduit un cochon d'Inde sous une cloche de cristal renversée sur du mercure; elle contenait 248 pouces cubiques d'air vital. Je l'y ai laissé pendant une heure et un quart; au bout de ce temps je l'ai retiré de la même manière qu'il y avait été introduit, c'est-à-dire en le faisant passer par le mercure. Je ne me suis pas aperçu que ces deux passages l'eussent aucunement incommodé. »

Lavoisier constate que par suite du séjour du cochon d'Inde dans l'atmosphère confinée contenue sous la cloche, l'air a diminué d'environ un trente-deuxième de son volume, mais il a augmenté de pesanteur absolue, d'où il résulte évidemment : 1° que l'air extrait quelque chose du poumon pendant l'acte de la respiration; 2° que la substance extraite, combinée avec l'air vital, forme de l'acide carbonique... »

Mais, en calculant exactement les poids des gaz existant sous la cloche avant et après l'expérience, Lavoisier constate un déficit, et aussitôt il dit :

« Il est évident qu'indépendamment de la portion d'air vital qui a été convertie en acide carbonique, une portion de celui qui est entré dans le poumon n'en est pas ressortie dans le même état; et il en résulte qu'il se passe de deux choses l'une dans l'acte de la respiration : ou qu'une portion d'air vital s'unit avec le sang, ou bien qu'elle se combine avec l'hydrogène pour former de l'eau... en supposant, comme il y a quelque lieu de le croire, que cette dernière hypothèse soit préférable, il est aisé, d'après l'expérience ci-dessus, de déterminer la quantité d'eau qui se forme par la respiration, et la quantité d'hydrogène qui est extraite du poumon... »

Dans ce mémoire, Lavoisier rend compte d'expériences dans lesquelles il a augmenté la proportion d'oxygène dans l'air placé sous la cloche, il observe avec sagacité les effets nocifs des variations de la composition de l'air respiratoire, les qualités irritantes de l'acide carbonique, et, passant d'emblée aux applications médicales, il analyse l'air des salles de l'hôpital et des salles de spectacle. Quelque imparfaites que soient mes premières expériences, dit-il, on aperçoit que dans les salles d'assemblées nombreuses, l'air, qui naturellement ne devrait être composé que de deux fluides, l'air vital et le gaz azote, en contient trois, au moyen de la conversion d'une partie d'air vital en gaz acide carbonique; que ces trois fluides ne sont pas mélangés dans des proportions égales dans toutes les parties de la salle... qu'il s'établit une espèce de circulation d'air, etc. »

En 1789, dans un mémoire sur la respiration des animaux, fait en collaboration avec Seguin, la pensée de Lavoisier revêt sa forme définitive : « La respiration, dit-il, n'est qu'une combustion lente de carbone et d'hydrogène, qui est semblable en tout à celle qui s'opère dans une lampe ou dans une bougie allumée... sous ce point de vue les animaux qui respirent sont de véritables corps combustibles qui brûlent et se consument. »

« Ce genre d'observations, dit-il encore, conduit à comparer des emplois de force entre lesquelles il semblerait qu'il n'existe aucun rapport. On peut connaître, par exemple, à combien de livres en poids répondent les efforts d'un homme qui récite un discours, d'un musicien qui joue d'un instrument. On pourrait même évaluer ce qu'il y a de mécanique dans le travail du philosophe qui réfléchit, de l'homme de lettres qui écrit, du musicien qui compose. Ces effets, considérés comme purement moraux, ont quelque chose de physique et de matériel. Ce n'est pas sans quelque justesse que la

langue française a confondu sous la dénomination commune de travail les efforts de l'esprit comme ceux du corps, le travail du cabinet et le travail du mercenaire. »

Toute une physiologie nouvelle naissait ainsi, pour ainsi dire sans effort, grâce au génie de Lavoisier. C'est à lui qu'on doit la notion formulée par Ch. Richet en ces termes : « *La vie est une fonction chimique.* » Et c'est lui qui, parlant de la « *chaleur sensible* » et du sens exact qu'il faut attribuer à ce terme, formule cette pensée que la physiologie moderne croit avoir révélée : « En général nous n'avons de sensation que par le mouvement; en sorte qu'on pourrait poser comme un axiôme : point de mouvement, point de sensation. Plus on réfléchira sur cette assertion, plus on en reconnaîtra la vérité[1]. »

Nous n'avons, dans les lignes qui précèdent, envisagé l'œuvre de Lavoisier qu'au point de vue de ses rapports avec la physiologie; cependant ce n'est pas seulement sous ce point de vue qu'il convient de la considérer. L'activité de Lavoisier s'étendit à d'autres domaines; pour pouvoir se livrer en toute indépendance à ses recherches scientifiques il avait sollicité et obtenu en 1769 une place de fermier général; son entrée dans cette administration gouvernementale coïncide avec son mariage : il épousa Mlle Paulze, dont le père était l'un des administrateurs de la ferme.

Disposant de ressources considérables, Lavoisier sut les employer utilement, tant pour subvenir aux frais de ses expériences, que pour accomplir des buts humanitaires ou poursuivre des réformes utiles. En 1788, la récolte du blé ayant été mauvaise, Lavoisier offrit 50 000 livres à la ville de Blois et 6 000 à Romorantin, à titre de prêt sans intérêt. A Villefrancœur, où se trouvait sa résidence d'été, il dépensa 120 000 francs pour améliorer la condition des paysans, fonda une école gratuite et servit à l'instituteur un traitement annuel.

Lavoisier exerça, dans l'administration de la ferme générale, une influence considérable et toujours généreuse : il fit abolir le droit dit « de pied fourchu » qui obligeait au paiement de 30 pièces d'argent par homme les Juifs qui devaient traverser le Clermontois. Il réforma l'assiette de l'impôt en établissant l'octroi et intervint dans maint projet d'utilité publique. Nommé, par Turgot, inspecteur général des poudres et des salpêtres, il perfectionna la fabrication par l'emploi du chlorate de potasse; préoccupé de l'augmentation du rendement de la terre, il institua des champs d'expérience sur une terre de 240 arpents qu'il possédait dans le Vendômois et montra que, par l'amélioration des procédés de culture, on pouvait en doubler la production.

Il existe de nombreux manuscrits de Lavoisier, traitant toujours, avec une grande clarté et une remarquable hauteur de vues, des sujets les plus divers : création d'une caisse d'épargne et de retraite pour le peuple, d'une caisse d'assurances agricoles, construction d'un canal latéral à la Loire destiné à rendre ce fleuve navigable en tout temps, établissement de la carte géologique de l'Orléanais, établissement d'un nouveau système de poids et mesures, etc.

Lors de la convocation des États généraux en 1789, Lavoisier se rendit à Blois pour prendre part à la rédaction du cahier de l'ordre de la noblesse, rédaction dont il avait été chargé en qualité de secrétaire du bailliage de Blois. Dès le préambule, il énonce des pensées généreuses : « Le but de toute institution sociale est de rendre le plus heureux possible ceux qui vivent sous ses lois. Le bonheur ne doit pas être réservé à un petit nombre d'hommes : il appartient à tous..., c'est un droit commun qu'il faut partager..., la liberté individuelle est le premier et le plus sacré des droits de l'homme..., l'impôt devrait atteindre toutes les personnes dans les proportions du produit net de leurs revenus. »

Ce cahier fut adopté le 28 mai 1789 par les 99 membres de la noblesse du bailliage de Blois.

Lavoisier fut donc sympathique au mouvement régénérateur du début de la révolution; il voulut éclairer l'opinion sans toutefois se mêler directement à la politique et publia, le 1er janvier 1792, une brochure sur l'état des finances, mais il n'osa la signer de son nom devenu suspect.

Il démissionna de toutes fonctions rétribuées, refusa les fonctions de Ministre que

1. *Œuvres de Lavoisier*, t. II, p. 645.

lui offrait Louis XVI (15 juin 1792) et continua, malgré les agitations extérieures, ses recherches de laboratoire; à la fin de mai 1793 il étudia, avec Borda, la dilatation comparée du cuivre et du platine en vue de la construction du mètre-étalon, problème dont la solution ne devait être donnée qu'en 1872 par la Commission internationale du mètre.

Le 8 août 1793, un décret de la Convention supprima l'Académie et toutes les sociétés savantes; Lavoisier lutta de toutes ses forces pour sauver du désastre certaines grandes entreprises scientifiques en cours : cartes géologiques et minéralogiques, poids et mesures, anatomie de Vicq d'Azyr, etc. Mais lorsque le 17 août les académiciens vinrent au Louvre où Lavoisier les avait convoqués, ils trouvèrent les portes closes et les scellés apposés par ordre du Directoire.

Le 24 novembre 1793, tous les fermiers généraux furent mis en état d'arrestation, Lavoisier vint se constituer prisonnier en même temps que son beau-père Paulze; tous deux furent enfermés à la prison de Port-libre. Les fermiers généraux étaient globalement inculpés; on les accusait d'avoir volé 130 millions au pays, accusation dont l'inanité fut démontrée plus tard, car il fut prouvé que, tout compte fait, il leur était dû 8 millions. (Arrêt du Conseil d'État, 1806.)

Le 5 mai 1794, la Convention décida, sur un rapport de Dupin, que tous les fermiers généraux seraient traduits devant le tribunal révolutionnaire; ce vote fut rendu à 4 heures; le même soir, à 11 heures, dans des chariots où ils souffrirent horriblement, les 32 inculpés furent transférés à la Conciergerie. C'est là, pendant qu'il attendait l'heure de comparaître devant le tribunal révolutionnaire que Lavoisier écrivit les lignes suivantes adressées à son cousin Augez de Villers[1] :

« J'ai obtenu une carrière passablement longue (il avait 50 ans!), surtout fort heureuse et je crois que ma mémoire sera accompagnée de quelques regrets, peut-être de quelque gloire.

« Qu'aurais-je pu désirer de plus? Les événements dans lesquels je me trouve enveloppé vont probablement m'éviter les inconvénients de la vieillesse. Je mourrai tout entier, c'est encore un avantage que je dois compter au nombre de ceux dont j'ai joui. Si j'éprouve quelques sentiments pénibles, c'est de n'avoir pas fait plus pour ma famille, c'est d'être dénué de tout et de ne pouvoir lui donner, ni à elle ni à vous, aucun gage de mon attachement et de ma reconnaissance.

« Il est donc vrai que l'exercice de toutes les vertus sociales, des services importants rendus à la patrie, une carrière utilement employée pour le progrès des arts et des connaissances humaines, ne suffisent pas pour préserver d'une fin sinistre et pour éviter de périr en coupable. Je vous écris aujourd'hui parce que demain il ne me serait peut-être plus permis de le faire et que c'est une douce consolation pour moi de m'occuper de vous et des personnes qui me sont chères dans ces derniers moments... »

On le voit : pas de haine contre ceux qui vont lui prendre la vie, pas un trouble dans ce regard qui semble défier le sort, rien que le regret de ne pas avoir fait plus!

Le président du tribunal qui condamna Lavoisier s'appelait Coffinhal; une demande de sursis « pour terminer des travaux utiles à l'humanité », lui ayant été adressée en faveur de Lavoisier, Coffinhal répondit : « La République n'a pas besoin de savants, il faut que la justice suive son cours! » L'exécution eut lieu le 8 mai 1794 (19 floréal an II); Lavoisier eut la douleur de voir tomber la tête de son beau-père pour lequel il avait la plus vive affection; il fut exécuté le quatrième, ses restes furent jetés au cimetière du Parc Monceau, et, à part les insultes des journaux, le silence se fit autour de son nom.

La vie de Lavoisier fut courte, mais son œuvre durera aussi longtemps que la pensée humaine.

PAUL HEGER.

LÉCANORIQUE (Acide) ($C^{16}H^{14}O^7$). — Acide extrait de certains lichens (*Lecanra*). Par ébullition avec la chaux il donne de l'acide orsellique; puis de l'orcine et CO^2

$$C^{16}H^{14}O^7\ H^2O = 2\ CO^2 + 2C^7H^8O^2 \text{ (orcine).}$$

1. *Archives nationales*, W. 362; 783. Ces détails sont extraits du livre de Grimaux : *Lavoisier*.

LE CAT (Claude-Nicolas), né à Blérancourt (Aisne) en 1700, mort en 1768, plus célèbre comme chirurgien que comme physiologiste, introduisit en France la méthode de CHESELDEN pour l'opération de la taille vésicale. Chirurgien en chef de l'Hôtel-Dieu de Rouen, il fonda dans cette ville en 1736 un amphithéâtre de dissection et, en 1744, une Académie dont il rédigea les statuts et publia lui-même les mémoires. Actif et entreprenant, LE CAT s'est occupé de sujets très divers, de littérature, de philosophie et d'architecture.

Son œuvre physiologique comprend un traité des sens (1740); un traité de la nature du fluide des nerfs (1765); un traité de la couleur de la peau humaine en général et de celle des nègres en particulier (1765); une étude intitulée: *Nouveau système sur la cause de l'évacuation périodique du sexe* (1766); un traité des sensations et des passions en général et des sens en particulier (1767). Cette dernière œuvre comprend trois volumes: le premier est un traité de physiologie fort incomplet dans lequel se résument les enseignements donnés par l'auteur dans son cours d'anatomie; les idées générales qu'il y développe ne sont qu'une traduction confuse des doctrines de DESCARTES sur le « fluide animal » dont LE CAT pense avoir prouvé d'une manière irréfutable l'existence en montrant que la ligature du nerf phrénique paralyse le diaphragme et que l'ablation de la ligature permet la restitution du mouvement.

Le tome II traite uniquement des sens et contient des notions intéressantes se rapportant à l'anatomie macroscopique des organes des sens, à la marche des rayons lumineux dans l'œil et au mécanisme de l'audition. Les planches anatomiques dressées par l'auteur ne sont pas sans mérite; mais, bien qu'il ait tenté de se servir du microscope, il n'a qu'une idée très imparfaite de la structure intime des parties qu'il décrit [1].

Le tome III du traité des sens est consacré en entier à la théorie de l'ouïe: il comprend une remarquable description des appareils de l'audition, avec de bonnes planches anatomiques, des notions exactes sur le bruit et le son, et surtout des aperçus originaux et même des expériences sur le mécanisme des sensations auditives. Très remarquable est par exemple l'explication de l'action des ondes sonores sur la membrane du tympan (p. 148 et suiv.).

Par son activité, sa science anatomique, sa pénétration, LE CAT mérite d'occuper une place dans l'histoire de la physiologie au XVIIIe siècle; s'il est difficile d'émettre une appréciation favorable sur son mérite en tant que physiologiste au sens étendu de ce mot, on doit reconnaître que dans le domaine spécial où se sont confinées ses études il a rendu de réels et importants services à la connaissance des fonctions délicates de la vue et de l'ouïe.

P. H.

Bibliographie. — *Dissertation physique sur le balancement d'un arc-boutant de l'église Saint-Nicaise de Reims.* Reims, 1724, in-12; — *Éloge du P.-J.-B. Mercastel, de l'Oratoire, professeur de mathématiques. Mercure de France*, Novembre 1734; — *Dissertation sur le dissolvant de la pierre et, en particulier, sur celui de Mlle Stephens.* Rouen, 1739, in-12; — *Traité des sens.* Rouen, 1740, in-8°; — *Remarques sur les mémoires de l'Académie de chirurgie.* Amsterdam, 1745, in-12; — *Lettres concernant l'opération de la taille pratiquée sur les deux sexes.* Rouen, 1748, in-12; — *Recueil des pièces sur l'opération de la taille.* Rouen, 1749-53, in-8°; — *Lettre sur la prétendue cité de Limmes* (*Mémoires de Trévoux*, avril 1752); — *Éloge de Fontenelle.* Rouen, 1759, in-8°; — *Traité de la nature du fluide des nerfs et son action dans le mouvement musculaire.* Berlin, 1765, in-8°; — *Traité de la couleur de la peau humaine en général et de celle des nègres en particulier.* Amsterdam, 1765, in-8°; — *Nouveau système sur la cause de l'évacuation périodique du sexe.* Amsterdam, 1766, in-8°; — *Lettre sur les avantages de la réunion du titre de docteur en médecine avec celui de maître en chirurgie.* Amsterdam, 1766, in-8°; — *Traité des sensations et des passions en général et des sens en particulier.* Paris, 1767, in-8°, 3 volumes; — *Parallèle de la taille latérale.* Amsterdam, 1766, in-8°; — *Cours abrégé d'ostéologie.* Rouen, 1768, in-8°.

1. Tome II, p. 207: « La peau est un tissu de fibres, de nerfs et de vaisseau dont l'entrelacement en tous sens forme une étoffe à peu près de la nature de celle d'un chapeau. »

LÉCITHINES. — **Historique.** — La découverte des lécithines remonte à 1846. Gobley, pharmacien à Paris, isola du jaune d'œuf de poule un corps complexe qu'il nomma lécithine, de λέκιθος, jaune d'œuf. Un peu plus tard, il retrouva la même substance dans le cerveau, le sang, le sperme ainsi que dans la laitance de carpe. Strecker découvrit la lécithine dans la bile de porc et l'identifia avec une substance qui constitue une partie importante du protagon de Liebreich, ainsi que des corps auxquels Vauquelin avait donné le nom de *Matière grasse blanche*, Kühn celui de *myélocone* et Couerbe celui de *cérébrote*. Hoppe-Seyler établit que les lécithines sont très répandues dans les cellules et les tissus des animaux. Liebreich montra qu'elles sont plus abondantes dans le tissu nerveux. Miescher et Schmiedeberg les retrouvèrent dans les nerfs, le jaune d'œuf et le sperme. W. Glikin, puis Otolski démontrèrent leur présence dans la moelle osseuse. Plus tard, on les rencontra dans le pus, les muscles, la lymphe, les globules et le plasma sanguin, de même que dans divers tissus et liquides pathologiques. Enfin, elles furent trouvées chez les végétaux, surtout dans les graines et les racines, particulièrement dans celles où l'on avait signalé la choline ou la névrine.

Définition et constitution chimique des lécithines. — Ces substances appartiennent au groupe tout à fait artificiel des *lipoïdes*, parmi lesquels elles se rencontrent à côté des cholestérines, du protagon, de la cérébrine, etc. On appelle encore les lécithines *graisses phosphorées*. Cette dénomination se justifie par ce fait qu'il entre, dans ces substances, deux sortes d'éléments constitutifs des corps gras, la glycérine et les acides, combinés à un radical phosphorique. Mais une telle dénomination est incomplète en ce qu'elle ne tient nul compte d'une partie basique de la molécule, constituée généralement par la choline. La formule générale des lécithines peut s'écrire :

$$\begin{array}{l} CH^2OR \\ | \\ CH\,OR \\ | \qquad\quad OH \qquad\qquad\quad OH \\ | \qquad\quad\; | \qquad\qquad\qquad\; | \\ CH^2O - PO - OC^2H^4 - N = (CH^3)^3 \end{array}$$

R représente, dans cette formule, le radical des acides stéarique ($C^{18}H^{35}O$), palmitique ($C^{16}H^{31}O$), oléique ($C^{18}H^{33}O$), ou encore d'autres acides non saturés tels que l'acide linoléique (H. Cousin). Les lécithines sont donc des triglycérides dans lesquels deux fonctions alcool de la glycérine sont éthérifiées par des acides, la troisième l'étant par le radical d'une combinaison elle-même éthérée de l'acide phosphorique avec une base organique, la choline. Une lécithine contient donc cinq fois la fonction éther, plus deux fonctions de caractère opposé : une fonction de l'acide phosphorique resté libre et la fonction basique de la choline qui est l'hydrate de triméthyloxéthylammonium. Cette dernière base elle-même peut n'être pas constante, car elle est remplacée, dans certaines lécithines, par la bétaïne, la muscarine, la mytilotoxine, etc. Les acides différents ou les bases variées qui entrent ainsi dans l'édifice moléculaire des lécithines font de ces substances une famille de corps construits sur un même modèle, auxquels est dévolu, comme nous le verrons, un rôle important dans les phénomènes de nutrition.

A propos de la constitution des lécithines, il faut ajouter que la lécithine de l'œuf, qui est douée de pouvoir rotatoire, doit cette propriété à la présence d'un carbone asymétrique. On trouve ce carbone dans les deux formules suivantes (Ulpiani) :

I	II
CH^2O Acide phosphorique. Choline.	CH^2O Reste d'acide gras.
|	|
CHO Reste d'acide gras.	CHO Acide phosphorique. Choline.
|	|
CH^2O Reste d'acide gras.	CH^2O Reste d'acide gras.

C'est, comme l'on voit, le carbone médian de la glycérine qui est asymétrique ; il l'est, dans la formule I, avec deux restes d'acide identiques, dans la formule II, avec deux restes différents. La formule I doit être préférée, car Willstätter et Ludecke ont préparé une lécithine active, qui ne contenait que l'acide oléique. Ils ont établi, en outre, que

l'acide glycérophosphorique obtenu avec la lécithine est doué d'un pouvoir rotatoire qui est gauche pour les sels de baryum et de calcium. Cet acide répond donc à la constitution :

$$\begin{array}{l} CH^2O\ PO^3H^2 \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH^2OH \end{array}$$

Préparation. — On extrait les lécithines du cerveau ou du jaune d'œuf. Voici quelques-uns des procédés employés.

I. — Débarrassé du sang et des membranes, le cerveau finement divisé est épuisé par l'éther, puis le résidu est traité à 40° par l'alcool absolu. Le liquide ainsi obtenu est concentré et refroidi à 0°. On sépare par filtration le dépôt de lécithine et de cérébrine qui s'est formé; on le lave avec un peu d'alcool absolu froid et on en extrait la lécithine par l'éther. L'extrait éthéré est évaporé, le résidu desséché à 40°, dissous dans un peu d'alcool absolu et refroidi à — 10°. On obtient ainsi la lécithine distéarique.

II. — Les jaunes d'œuf, d'abord traités à froid par l'éther jusqu'à ce que ce liquide ne se colore presque plus en jaune, sont ensuite épuisés par l'alcool à 50—60°. Après évaporation de l'extrait alcoolique à 50—60°, le résidu sirupeux est traité par l'éther et le résidu dissous dans le moins possible d'alcool absolu. En refroidissant à—10° cette solution alcoolique filtrée, la lécithine se sépare peu à peu (Diakonow). L'éther a cependant dissous une proportion importante de lécithine; on le distille, on dissout le résidu dans le chloroforme et on précipite, de cette solution fortement concentrée, la lécithine par l'acétone (Altmann, cité dans l'ouvrage d'Hoppe-Seyler).

De l'éther qui a servi, comme on l'a dit plus haut, à un premier traitement du jaune d'œuf, on peut, d'après Gilson, extraire une nouvelle portion de lécithine, si, après évaporation du solvant, on reprend le résidu par l'éther de pétrole. Le liquide filtré est agité, dans un entonnoir à décantation, avec de l'alcool à 75 p. 100; après séparation des deux liquides, la couche alcoolique est décantée et le liquide éthéré resté dans l'entonnoir est de nouveau agité, à plusieurs reprises, avec de l'alcool. Les liquides alcooliques réunis sont abandonnés à eux-mêmes puis filtrés lorsqu'ils sont devenus limpides et séparés par distillation du reste de l'éther. Abandonnés dans un lieu frais, ils laissent déposer un précipité; la solution est filtrée, décolorée par le noir animal puis évaporée à 50-60°. Le résidu de cette évaporation est traité par l'éther. On décante, filtre et évapore de nouveau. Les dernières traces de cholestérine sont enlevées par dissolution de la lécithine ainsi obtenue dans le moins possible d'alcool absolu. Abandonnée à une température de —5° à—15°, cette solution laisse déposer la lécithine pure.

III. — Le jaune d'œuf est épuisé par l'éther, et celui-ci distillé. Le résidu huileux est séparé par filtration à chaud (37°) puis il est traité par l'éther et la dissolution obtenue est additionnée d'acétone tant qu'il se dépose un précipité. On dissout ce précipité dans l'éther, on ajoute plusieurs volumes d'alcool absolu et on laisse déposer. Au bout de quelques heures, il se forme un dépôt amorphe que l'on sépare par filtration. Le liquide filtré, puis traité par l'acétone, abandonne de la lécithine pure que l'on peut faire cristalliser dans l'alcool absolu (Zuelzer).

IV. — Le jaune d'œuf est traité au bain-marie, avec réfrigérant à reflux, par l'alcool à 96°. Après refroidissement à 0°, la solution est filtrée et le filtrat est traité par une solution alcoolique de chlorure de cadmium (on emploie 2 grammes de chlorure pour 100 grammes de jaune d'œuf). Après avoir abandonné le mélange à lui-même pendant plusieurs heures, on filtre. La combinaison chlorocadmique est lavée avec une solution alcoolique de chlorure de cadmium, puis avec de l'alcool. Le magma desséché à l'air est épuisé par l'éther, puis porté à l'ébullition au bain-marie, avec réfrigérant à reflux, avec huit fois son poids d'alcool à 80°. A l'aide d'un tube à brome, on fait tomber lentement dans le liquide, toujours plongé dans le bain-marie, une quantité correspondante d'une solution concentrée de carbonate d'ammonium, on agite en même temps, et on cesse d'ajouter le sel ammoniacal quand la réaction du liquide est devenue franchement alcaline et qu'une prise de liquide ne contient plus de

cadmium. On filtre à chaud et on refroidit lentement à 10°. Le dépôt formé est dissous dans le chloroforme et précipité par l'acétone. Le rendement est de 3 p. 100. Du liquide alcoolique filtré on peut encore extraire une nouvelle portion de lécithine, soit de 1 à 1,5 p. 100 (Bergell).

Il importe de remarquer que les produits ainsi obtenus constituent un mélange de lécithines différant entre elles, par les radicaux acides présents dans leur molécule. La séparation parfaite de ces lécithines est très difficile. En refroidissant lentement la solution alcoolique du mélange, on provoque d'abord le dépôt de la majeure partie de la lécithine stéarique, la lécithine oléique restant en solution (Diakonow).

Propriétés. — Si on abandonne longtemps à 0° une solution alcoolique concentrée de lécithines, celles-ci peuvent se déposer sous forme cristallisée, mais très difficilement. Elles se présentent habituellement sous la forme d'une masse demi-consistante, cireuse, de couleur blanc jaunâtre, et pouvant être pulvérisée après dessiccation complète dans le vide. Solubles dans l'alcool, surtout à chaud, dans le benzène, le chloroforme, le sulfure de carbone et les huiles, les lécithines sont moins solubles dans l'éther. Propriété heureusement mise à profit, comme on l'a vu plus haut, pour leur purification, elles sont précipitées par l'acétone de leur solution éthérée, alcoolique ou chloroformique. Elles sont insolubles dans l'eau, mais mises en contact avec une petite quantité de ce liquide, elles se gonflent en donnant une sorte d'empois qui brunit rapidement, par l'action de la chaleur ou même à froid, au bout de quelque temps. Bien que l'on admette que les lécithines pures ne commencent d'ailleurs à se décomposer qu'à 100°. Bordas et de Raczowski ont montré que, dans le lait chauffé à feu nu, la proportion de lécithines diminue de 14 p. 100 de sa valeur à 60°; la diminution atteint 28 p. 100 entre 80 et 95°. Si le lait est chauffé à l'autoclave, à 105-110°, la quantité de lécithines diminue de 30 p. 100. Voilà donc encore une modification utile à connaître parmi celles que subit le lait lorsqu'on le stérilise par la chaleur. Chauffé au bain-marie à 95°, le lait ne perdrait que 12 p. 100 de ces lécithines. Triturées avec une grande quantité d'eau, elles donnent une émulsion ou des solutions colloïdales traversant les fibres et précipitables par les sels à cations bivalents; calcium, magnésium, etc. (W. Koch). Ces précipités se redissolvent dans l'eau après séparation de l'électrolyte. Leur formation peut, d'ailleurs, se produire aussi, quoique très lentement, sous l'influence des sels à cations monovalents (Long et F. Gephart).

Les grains de lécithine extraite de l'œuf ou des tissus laissent voir au microscope polarisant une croix à branches s'élargissant à partir du centre (Dastre et Morat).

Comme nous avons eu l'occasion de le dire à propos de leur constitution, les lécithines sont douées de pouvoir rotatoire : celles du jaune d'œuf sont dextrogyres (Ulpiani), P. Mayer a pu séparer une lécithine racémique des lécithines ordinaires, et par dédoublement lipasique, il a obtenu le composé gauche du racémique en question.

Les diastases lipasiques du pancréas dédoublent les lécithines avec formation d'acides gras et d'acide glycérophosphorique (Bokay). Par la putréfaction, il se forme de l'acide glycérophosphorique et de la choline, celle-ci pouvant, à son tour, se décomposer avec formation de méthylamine, d'ammoniaque, d'acide carbonique et de méthane (Hasebroek).

Les lécithines se combinent avec les acides et les bases. La combinaison avec l'acide chlorhydrique donne avec le chlorure de platine une combinaison double $(C^{42}H^{83}PNO^{8}Cl)^{2}$ $PtCl^{4}$ soluble dans l'éther, insoluble dans l'alcool et renfermant 10,2 p. 100 de platine lorsqu'il s'agit de la lécithine distéarique. La combinaison avec le chlorure de cadmium qui contient 3 molécules de lécithine pour 4 molécules de chlorure est très peu soluble dans l'alcool, mais se dissout bien dans un mélange de sulfure de carbone et d'éther ou d'alcool. Une solution de lécithines dans l'alcool n'est pas précipitée par l'acétate de plomb et l'ammoniaque.

Les lécithines sont facilement entraînées sous forme de précipité par d'autres substances telles que les matières protéiques et elles peuvent même modifier la solubilité d'autres corps présents dans le même milieu. S'agit-il là d'une sorte d'adsorption ou de combinaisons chimiques ? C'est un point non encore élucidé. Les proportions de corps qui se fixent ainsi les uns sur les autres ne semblent pas constantes. Ce que l'on peut retenir, c'est que les lécithines présentent, à la manière des nucléines, une grande aptitude à

se combiner avec les albumines. C'est ainsi que, dans le jaune d'œuf, on trouve une combinaison peu stable d'une lécithine avec la vitelline. Cette combinaison se dédouble en ses éléments sous la seule influence de l'alcool bouillant. Des combinaisons semblables, mais plus stables, de lécithines et d'albuminoïdes, appelées lécithalbumines par Liebermann, paraissent se rencontrer dans la muqueuse de l'estomac, le poumon, le foie et le lait. Les lécithines oléiques donnent la réaction de Pettenkofer, qui consiste, comme l'on sait, dans la production d'une coloration rouge pourpre avec l'acide sulfurique concentré et le sucre. La matière colorante ainsi formée est soluble dans l'acide acétique; cette solution étendue donne une large bande d'absorption entre G et E. La solution chloroformique présente deux bandes d'absorption, une entre C et D, l'autre entre D et G. Si l'on étend la solution, la première bande disparaît et la seconde devient plus étroite (Thudichum).

Par ébullition avec les acides étendus, et mieux encore avec les alcalis, les lécithines sont dédoublées en acide glycérophosphorique, acides gras et choline. Si on chauffe, par exemple, la lécithine de l'œuf avec une solution saturée de baryte, les acides gras se déposent sous forme de savons de baryum. Si on filtre et si on précipite la baryte en excès par un courant d'acide carbonique, on peut obtenir, par évaporation, une liquide sirupeux qui, traité par l'alcool, laisse déposer le glycérophosphate de baryum. La choline reste dans la solution alcoolique d'où on peut la précipiter par le chlorure de platine.

Recherche, caractérisation et dosage des lécithines. — Caractérisation microchimique. — Loisel a donné une technique permettant de caractériser les lécithines dans les tissus et de les différencier des graisses ordinaires. Si l'on choisit le formol comme fixateur, il faut n'y laisser séjourner que peu de temps les pièces que l'on veut inclure dans la paraffine. Quel que soit d'ailleurs le fixateur adopté, on mordancera les pièces avec l'alun que l'on aura pu, du reste, ajouter directement au liquide fixateur. On laissera les pièces très peu de temps dans l'alcool, et on les éclaircira par la benzine, l'éther ou l'acétone. La coloration sera faite avec le violet de gentiane, le vert de méthyle, l'hématoxyline ou la fuchsine acide qui laissent les graisses incolores. Enfin, il sera bon de contrôler les résultats de cette coloration à l'aide de l'alcool chaud ou du chloroforme, dissolvants de la lécithine.

Si l'on veut, en même temps, caractériser les corps gras neutres, on peut employer n'importe quel fixateur. Pour éclaircir les coupes, c'est le xylol qui convient le mieux parce que c'est lui qui dissout le plus lentement les graisses neutres. Celles-ci se colorent, comme on le sait, par l'acide osmique, mais il convient de contrôler cette coloration par l'action d'un solvant tel que l'éther, le sulfure de carbone ou le benzène. Les substances telles que le soudan, le brun Bismarck, l'orcanette, qui colorent les corps gras, colorent de même les lécithines. Enfin, tandis que l'acétone désagrège très promptement les graisses, les lécithines ne sont pas attaquées par ce solvant, même après un contact de huit jours.

Caractérisation optique. — Dans les tissus, les lécithines peuvent se présenter sous une forme physique telle qu'elles soient biréfringentes. On a mis à profit cette propriété pour les caractériser et les différencier des corps gras neutres. L'évaporation partielle d'un liquide qui a dissous des lécithines en provoque le dépôt sous forme de flocons blancs que l'on peut examiner dans la glycérine à l'aide du microscope polarisant. Les nicols étant à l'extinction, la surface entière du champ est constellée de croix (Dastre et Morat, *loc. cit.*).

Dosage. — Il n'existe pas de méthode de dosage rigoureux des lécithines, et cela pour la raison qu'en effectuant ce dosage d'après la proportion d'acide phosphorique trouvée, on s'expose, dans nombre de cas, à doser du phosphore provenant d'autres phosphatides. On peut en dire autant d'un dosage qui serait basé sur la proportion de choline présente. S'il s'agit cependant d'un tissu qui ne renferme, avec les lécithines, que des phosphates, des glycérophosphates et des nucléoalbumines, on peut l'épuiser par l'alcool et l'éther, ou, mieux, par l'alcool et le chloroforme. Ces solvants sont ensuite évaporés, et le résidu est repris par l'éther. On termine l'opération par un dosage d'acide phosphorique. La formule $Mg^2 P^2O^7.2C^{44}H^{90}PNO^8$ montre qu'il suffit de multiplier le pyrophosphate de magnésie par 7,27 pour obtenir la quantité de lécithine, de même

que la formule $P^2O^5.2C^{44}H^{29}PNO^8$ montre qu'il suffit de multiplier la teneur en P^2O^5 par 11,366 pour arriver au même résultat. Les chiffres obtenus ne sauraient être rigoureux en raison de la différence de phosphore contenu dans les diverses lécithines. Le composé distéarique contient, en effet, 3,84 p. 100, le dioléique 3,86 p. 100, et le dipalmitique 4,12 p. 100 de phosphore.

Dans le cas où les substances phosphorées qui peuvent accompagner les lécithines dans l'extrait éthéro-alcoolique ne contiennent pas de choline, c'est-à-dire sont telles que la jécorine ou le protagon, on peut caractériser les lécithines en préparant le chloroplatinate de choline. Pour cela, l'extrait précédent, après évaporation du solvant, est porté à l'ébullition pendant une heure avec de l'eau de baryte. Après filtration, on enlève la baryte en excès par un courant d'acide carbonique, on évapore à consistance sirupeuse et on traite par l'alcool absolu. Le liquide filtré, additionné d'une solution alcoolique de chlorure de platine, donne un chloroplatinate qui est dissous dans un peu d'eau puis amené à cristallisation par évaporation sur l'acide sulfurique.

Pour une documentation analytique plus complète, on pourra consulter le *Précis de technique chimique* de A. Morel (Doin, Paris, 1909).

Physiologie. Proportions dans les tissus. Rôle physique. Métabolisme. — Les proportions de lécithines qui ont été extraites de divers groupements cellulaires sont très variables. En effet :

Cent parties contiennent :	Lécithines.
Cerveau (substance blanche)	11,00
— (substance grise)	2,50
Sang (veine porte)	0,24
— (veine sus-hépatique)	0,29
— (globules rouges)	0,75
Spermatozoïdes	1,50
Foie	2,10
Muscles	0,596
Bile	0,05
Rétine	2,48
Jaune d'œuf	6,80 à 9,40
Lait de femme	0,0499 à 0,058
Lait de vache	0,0630
Semences de légumineuses	0,8 à 1,64
— de céréales	0,25 à 0,53
— d'oléagineuses	0,25 à 0,88
— de conifères	0,11 à 0,47

A propos de la teneur du lait en lécithines, Geikin a montré que le lait écrémé a perdu ses lécithines, de même qu'il a perdu la majeure partie de son fer. Ce fait est essentiel dans la question de l'alimentation des enfants.

Dans un travail tout récent, P. Rengniez a dosé les différentes formes de composés phosphorés qui se trouvent dans les farines. Pour le phosphore lécithique, il donne les résultats suivants rapportés à 100 p. de farines et évalués en anhydride phosphorique :

	gr.
Farines de pois	0,093
— fèves	0,08
— lentilles	0,06
— haricots	0,02
— avoine	0,02
— maïs	0,01
— blé	0,01

Comme le remarque Lambling, l'ubiquité des lécithines dans les organismes vivants constitue, à elle seule, une preuve indirecte de leur importance biologique. On doit donc ranger ces substances parmi les constituants essentiels ou *primaires* de la cellule vivante. Elles s'y rencontrent en partie à l'état libre, en partie à l'état de combinaisons avec les albuminoïdes, les hydrates de carbone, les toxines ou même certains éléments

tels que le fer. L'individualité chimique de la plupart de ces combinaisons n'est pas encore suffisamment établie pour leur mériter quelques développements dans cet article. Ce que l'on doit remarquer, tout d'abord, c'est que les lécithines constituent, dans les cellules, associées à d'autres colloïdes, des solutions colloïdales homogènes, ou encore, comme dans le jaune d'œuf, grâce à leur double caractère acide et basique, de véritables combinaisons. Elles peuvent, en outre, se trouver condensées, dans les milieux cellulaires, sous forme de petites gouttelettes. Beaucoup de granulations paraissent être formées exclusivement de lécithines, alors que d'autres sont encore très riches en ces substances. D'ailleurs, ces gouttelettes et granulations lécithiques peuvent augmenter notablement lorsque les fonctions cellulaires sont modifiées par quelque trouble pathologique. On voit alors ces gouttelettes envahir plus ou moins les tissus. Elles présentent les apparences de corps gras et brunissent un peu, quoique de manière moins intense que les graisses, par l'acide osmique, surtout quand elles renferment des radicaux d'acides non saturés.

Le passage des lécithines d'un état physique à l'autre se fait d'ailleurs sous des influences minimes, car les solutions colloïdales de ces corps peuvent être coagulées par des concentrations salines très voisines de celles des humeurs.

Les propriétés colloïdales des lécithines, leur aptitude à dissoudre d'autres colloïdes et même des cristalloïdes, en présence d'un peu d'eau, expliquent les difficultés inhérentes à leur purification. C'est ainsi que la jécorine, découverte dans le tissu hépatique par Drechsel et qui paraît bien aujourd'hui être un diamino-monophosphatide, a pu être longtemps considérée comme une association intime de lécithine, de glucose, de dextrine et d'une substance sulfurée.

Les lécithines paraissent devoir à leur caractère de colloïde une partie du rôle important qu'elles jouent dans les phénomènes de la vie cellulaire. Elles figurent, en effet, au premier rang des lipoïdes protoplasmiques auxquels est due la perméabilité des parois de la cellule. Ces parois ou, plus généralement, la couche externe du protoplasma, sont formées en majeure partie par ces lipoïdes, de sorte que la perméabilité de la cellule pour certains corps est liée à la solubilité de ces derniers dans les lipoïdes des membranes ou des couches enveloppantes (Overton). Cette cause de perméabilité ne représenterait d'ailleurs, d'après les travaux de R. Höber, qu'une partie de la perméabilité totale, en ce sens que la cellule subirait passivement le passage des substances solubles dans les lipoïdes, tandis que, pour les substances insolubles dans ces corps, le passage n'aurait lieu qu'au moment des besoins, sous des influences encore indéterminées.

On peut encore, à ce point de vue, ajouter que Provazek admet que le périplaste des trypanosomes contient de la lécithine, les solutions de cette substance donnant lieu à des formations semblables à cet organite. D'ailleurs, sous l'influence de certains produits chimiques, les lécithines prennent des structures alvéolaires fort régulières, rappelant la structure du protoplasme et justifiant l'hypothèse d'une participation de ces lipoïdes à la constitution des alvéoles protoplasmatiques. Par exemple, une solution peu concentrée d'acide sulfurique fait apparaître des vacuoles dans des préparations sur verre de lécithines. Ces vacuoles se contractent, se vident et se reforment comme chez les protozoaires. Sous l'influence d'un peu d'acide chlorhydrique, il se forme des gouttes de lécithine entourées d'une membrane assez solide qui croissent comme des cellules de Traube et se meuvent comme les amibes.

Il n'est pas douteux, d'autre part, qu'à ce rôle physique exercé par les lécithines dans les phénomènes biologiques, s'ajoute un rôle non moins important dans les processus d'ordre chimique. Dans l'inanition, les lécithines cellulaires diminuent : Heffter a pu constater que, chez le lapin en inanition, les lécithines du foie tombent de 3,07 à 1,39 p. 100, mais qu'ainsi diminuées, elles représentaient encore plus de la moitié de l'extrait éthéré fourni par l'organe. Un effet analogue est produit par certaines maladies cachectisantes (Heffter). A un animal soumis à l'inanition on peut comparer une graine qui germe dans l'obscurité. Or, dans ce cas encore, les lécithines subissent une diminution marquée (E. Schulze). On voit alors apparaître de la choline et de l'acide phosphorique libre. On peut supposer que le processus de dédoublement, d'ordre diastasique, se fait en deux phases : il se forme d'abord de la choline, et la combinaison

d'acide glycérophosphorique et d'acide gras, celle-ci se dédoublant, dans une seconde phase, en ses générateurs, acides gras, glycérine et acide phosphorique. Dans l'organisme animal également, le dédoublement des lécithines se fait par l'action de diastases. Clementi a établi le dédoublement des lécithines non seulement par le suc pancréatique, mais encore par le suc intestinal. C'est, d'autre part, à l'action d'une lécithinase que F. Röhmann et R. Weigert rapportent la diminution de l'extrait éthéré que l'on constate dans la digestion aseptique des globules rouges. Ces auteurs, à ce propos, appellent l'attention sur ce fait que Marino-Zuco et C. Martini ont démontré la présence de choline dans le sang. M. Doyon et A. Morel ont, de même, démontré la diminution de l'extrait éthéré dans le sang et, en particulier, des éthers d'acides gras (graisses, lécithines, éthers de la cholestérine). Ils ont établi, en outre, que ce phénomène est lié à l'existence des globules du sang, mais non à la présence, dans le sérum, d'une lipase hydrolysante des graisses neutres. Le même dédoublement paraît avoir lieu dans le foie. En effet, la proportion de jécorine décroît dans l'extrait aqueux de l'organe abandonné à 37° en présence d'un antiseptique, alors que l'on constate une augmentation de l'acide phosphorique (E. Salkowski, F. Siegert, Kutscher et Lohmann). C'est par un mécanisme analogue que l'autolyse de la levure de bière ou du tissu pancréatique donne naissance à la choline.

Les transformations de cette base, au cours des échanges, paraissent d'abord consister en une oxydation du groupement oxéthylénique. Il se formerait ainsi successivement de la névrine, de la muscarine et de la bétaïne :

$$\begin{array}{ccccccc}
CH^2-CH^2OH & & CH=CH^2 & & CH^2-CH\langle{}^{OH}_{OH} & & CH^2-CO^2H \\
| & & | & & | & & | \\
N\equiv(CH^3)^3 & \longrightarrow & N\equiv(CH^3)^3 & \longrightarrow & N\equiv(CH^3)^3 & \longrightarrow & N\equiv(CH^3)^3 \\
| & & | & & | & & | \\
OH & & OH & & OH & & OH \\
\text{Choline.} & & \text{Névrine.} & & \text{Muscarine.} & & \text{Bétaïne.}
\end{array}$$

La choline donne facilement de la névrine, sous l'influence des bactéries. D'autre part, dans certaines levures, dans les embryons de froment, on rencontre, côte à côte, la choline et la bétaïne; dans nombre de champignons, on trouve la choline avec la muscarine. En subissant une élaboration plus complète, par dédoublement et par oxydation, les substances précédentes donnent des amines, surtout de la triméthylamine, qui voisine encore avec la choline non élaborée. Si l'on fait ingérer ou si l'on injecte de la choline à un lapin, il passe dans son urine de l'acide formique qui est un produit d'oxydation de l'alcool méthylique d'abord formé à partir de la choline (H. Hösslin).

$$\begin{array}{l}
(CH^3)^3\equiv \underset{\underset{OH}{|}}{N}-CH^2-CH^2OH + H^2O = 2CH^3OH + \underset{\text{Méthyloxéthylamine.}}{CH^3-NH-CH^2-CH^2OH}
\end{array}$$

De même encore, parmi les produits de destruction de la choline, peuvent apparaître l'acide acétique et le formène :

$$(CH^3)^3\equiv \underset{\underset{OH}{|}}{N}-CH^2CH^2OH + H^2O + O = (CH^3)^3\equiv N + CH^3-COOH + 2H^2O$$

$$CH^3-COOH + H^2O = \underset{\text{Formène.}}{CH^4} + H^2CO^3$$

Quant au reste de la molécule de lécithine privée de la choline par les transformations précédentes, O. Frank émet l'avis qu'il sert au métabolisme des corps gras :

$$C^3H^5\begin{cases}OAc\\OAc\\O-P\langle{}^{OH}_{OH}\end{cases} + AcOH = C^3H^5\begin{cases}OAc\\OAc\\OAc\end{cases} + PO(OH)^3$$

La lécithine se trouverait ainsi finalement détruite.

Pour O. Löw dont la manière de voir paraît plus admissible, les deux radicaux acides seulement de la lécithine seraient pris et brûlés dans l'organisme et immédiatement remplacés par deux radicaux analogues apportés par les graisses neutres. La lécithine, indispensable pour la combustion des graisses, agirait ainsi comme un agent vecteur des acides gras. Quoi qu'il en soit, nous constatons, chez l'animal comme chez le végétal, que la lécithine est détruite avec une certaine facilité. Dans les semences qui germent à l'obscurité, la lécithine se décompose rapidement en acide phosphorique et choline que nous retrouvons, en acides gras et glycérine qui sont brûlés ou utilisés pour le développement de la plante. Chez les animaux, nous ne retrouvons guère que la choline, les éthers glycériques étant rapidement détruits. D'ailleurs, l'acide glycérophosphorique de synthèse, sous forme de sel de calcium, est plus facilement résorbé par l'intestin que le phosphate de chaux. On le retrouve encore dans le sang (G. Pasqualis), mais il est si rapidement détruit dans les tissus qu'il n'en passe que de faibles traces dans les urines. On a constaté que même une alimentation très riche en lécithines ne laisse passer dans l'urine que de l'acide phosphorique. Le résultat n'est pas non plus modifié par l'addition au régime d'une forte proportion de glycérine.

En somme, nous savons que les lécithines subissent une désintégration complète dans l'organisme animal. Elles sont dédoublées par les diastases en choline, acides gras, glycérine et acide phosphorique. Les composés organiques sont brûlés, et l'acide phosphorique passe dans les urines ou est utilisé pour l'édification des tissus. Bien plus, F. Röhmann a montré que tel est le besoin de lécithines pour l'organisme, que, si ces substances ne sont pas apportées par l'alimentation, elles sont fabriquées par synthèse dans les tissus : des souris ayant reçu pendant longtemps une alimentation dépourvue de lécithines, se développèrent cependant et eurent des petits dont les tissus contenaient des lécithines. Henriques et C. Hansen montrèrent que des poules nourries avec de l'huile d'olive et des grains de chènevis donnent des œufs où l'indice d'iode permet de retrouver les corps gras alimentaires, alors que les lécithines de ces œufs ne présentent aucun changement de leur constitution habituelle. Les radicaux acides entrant dans la composition de ces lécithines ne sont donc pas quelconques.

On peut encore rappeler ici certaines observations de Miescher, sur la biologie du saumon, qui tendent à faire penser que les lécithines peuvent se former chez ce poisson aux dépens de sa propre substance. Lorsque les saumons remontent de la mer vers la source du Rhin, ils passent plusieurs mois sans prendre de nourriture. Pendant ce laps de temps, l'ovaire s'est accru de 0,4 à 20 p. 100 du poids du corps, tandis que les muscles ont subi une diminution de poids équivalente, portant en partie sur les lécithines et les nucléines. La musculature du saumon aurait ainsi servi à la formation des œufs qui sont très riches en composés organiques phosphorés, particulièrement en lécithines provenant de l'acide phosphorique des muscles combiné avec des matières grasses.

Quels sont les organes qui élaborent les lécithines que l'on voit ainsi apparaître dans les tissus? Nous n'avons, sur ce point, que peu de renseignements précis. Les recherches de Ranvier portent à croire que le rôle prépondérant dans la synthèse des lécithines revient à l'endothélium des capillaires lymphatiques. En agissant à la façon de cellules glandulaires, cet endothélium déverse dans la lymphe une graisse phosphorée se colorant en noir par l'acide osmique. En rappelant ce résultat, M. Renaut ajoute : « Les capillaires lymphatiques sont donc, en réalité, des glandes tubuleuses ramifiées, dont l'une des fonctions est de refaire, à l'aide des matériaux empruntés aux tissus et plus spécialement au tissu adipeux, les graisses phosphorées, qui, seules, peuvent devenir des constituants de la cellule vivante... On touche maintenant du doigt le rôle utile du *simple embonpoint*, lequel constitue une réserve de graisses, lentement et peu à peu transformables en graisses phosphorées dans les périodes d'intense activité ou inversement d'alimentation nulle de l'organisme, comme il arrive, par exemple, chez les animaux hibernants. »

Dans le même ordre d'idées, un fait précis a été établi par Léon Bernard, Bigart et Henri Labbé. Ces auteurs ont montré que les lécithines n'existent pas seulement dans les capsules surrénales sous forme de dépôt, mais encore qu'elles se forment pour une

part dans ces glandes où leur surproduction est intimement liée à la fonction de ces organes vis-à-vis du travail musculaire.

Chez les végétaux, la synthèse des lécithines est en rapport avec l'assimilation de l'acide carbonique. Elles prennent naissance, sons l'influence de la lumière, dans les feuilles vertes et disparaissent de ces feuilles sous l'influence d'une obscurité prolongée. Les lécithines accompagnent donc la chlorophylle dont on n'a pas réussi à les séparer. Ce résultat s'explique par les recherches de Stoklasa. Ce chimiste, convaincu que la chlorophylle était constituée pour une part par les lécithines, appliqua aux feuilles de betterave les procédés de préparation de ces substances et isola un composé phosphoré vert qui donne, comme produits de décomposition, de l'acide glycéro-phosphorique, de la choline et un acide coloré en vert qui joue le rôle d'acide gras et qu'il a appelé chlorophyllanique. Stoklasa a nommé *chlorolécithine* la substance ainsi isolée des feuilles de betterave. Ces recherches montrent que l'origine de la chlorophylle dépend de la présence du phosphore. Sans cet élément, pas de lécithine, partant pas de chlorophylle.

D'autre part, les lécithines jouent encore un rôle remarquable chez le végétal pendant la fécondation. Les dosages effectués par Stoklasa, à différentes reprises de la floraison, établissent que les lécithines émigrent des feuilles vers la fleur et augmentent ainsi dans les organes floraux. Malgré cela, la chlorolécithine continue à se produire dans la feuille jusqu'à la formation de la graine. Après s'être accumulée dans la corolle, elle émigre dans les étamines. L'analyse montre que les parties les plus riches en lécithine sont les anthères et les grains de pollen, qui en contiennent jusqu'à 8 p. 100. La lécithine se localise dans la graine après la fécondation; on en trouve une partie dans l'embryon, une autre partie servant à la formation de composés organiques phosphorés différents qui seront utilisés pendant la germination. Après la maturation du fruit, on constate que toute la lécithine a disparu à peu près en même temps que la chlorophylle; cette dernière cède la place à la xanthophylle de couleur jaune et très pauvre en lécithine.

Le phosphore minéral est donc absorbé par les racines des végétaux, puis transformé dans les feuilles en chlorolécithine. Il prend, sous cette forme,, une part active au développement du végétal. La lécithine, en effet, au moment de la floraison, passe en majeure partie dans la fleur, puis s'accumule dans la graine.

Action de faibles quantités de lécithines libres sur les organismes vivants. — Applications à la thérapeutique. — Dans tout ce que nous venons de dire sur les origines et le rôle des lécithines, nous avons envisagé la question à son point de vue général. En considérant que les lécithines sont le plus souvent combinées à des matières albuminoïdes et qu'elles sont, sous cette forme, présentées, comme nous l'avons vu, en proportions assez élevées aux organismes qui doivent en faire leur profit, on s'est naturellement demandé quelle influence pourraient exercer sur les phénomènes de la vie les mêmes lécithines dégagées de toute combinaison.

Les nombreuses recherches entreprises dans cet ordre d'idées ont établi que les lécithines exercent sur la vie cellulaire une influence dynamogénique des plus favorables.

Les premiers travaux sur cette question sont dus à Danilewsky. En collaboration avec Selensky, il montra que les lécithines, administrées au chien, en injection sous-cutanée, produisent une augmentation notable des globules rouges, le nombre de ceux-ci pouvant dépasser la proportion normale d'un nombre variant entre 800 000 et 1 000 000. Ayant, d'autre part, soumis à l'action de l'eau lécithinée, à 1 p. 1 500, des œufs de grenouille, Danilewsky constata que les têtards nés dans cette eau se développaient beaucoup plus vite que les témoins. De même encore, il observa que le cresson dont les racines plongent dans l'eau lécithinée se développe deux fois plus rapidement que la même plante placée dans les conditions habituelles.

Étendant les expériences précédentes aux animaux à sang chaud, le même auteur administra des lécithines à des poussins et à de jeunes chiens et constata que ces substances produisent une augmentation de poids plus rapide et un état général meilleur chez les animaux traités que chez les témoins, Serono confirma ces résultats et fut ainsi amené à pratiquer quelques essais des lécithines en thérapeutique. Wildiers reprit les expériences de Danilewsky sur le développement du cresson et des têtards, et obtint des résultats tellement défavorables qu'il conclut que les lécithines sont non

seulement inutiles, mais qu'elles ralentissent encore la croissance des animaux soumis à leur influence. Comme le remarque GILLOT, si les expériences de WILDIERS sont bien conduites sous le rapport des pesées et des mensurations, elles sont défectueuses au point de vue du traitement et du régime suivi par les animaux. Ceux-ci, en effet, furent gavés d'aliments et reçurent, en émulsion ou sous forme solide, une quantité de lécithines telle que leurs selles étaient blanches et renfermaient surtout des lécithines pures.

DESGREZ et ZAKY entreprirent, en 1900, une série de recherches systématiques sur l'action des composés organiques phosphorés. En ce qui regarde les lécithines, il fut établi que ces substances, administrées à petites doses au cobaye, au lapin ou au chien exercent une influence favorable sur l'appétit, sur la nutrition et sur le développement des animaux. Elles augmentent la proportion des substances fixes, tout particulièrement des albuminoïdes du corps de l'animal; elles déterminent un accroissement plus rapide et une minéralisation plus intense du squelette. L'analyse du corps des animaux sacrifiés à diverses périodes de l'expérience indique, en outre, une moindre proportiou de graisses emmagasinées, ce qui veut dire une meilleure utilisation des substances ternaires. En étudiant ensuite l'influence séparée des différentes parties de la molécule lécithique, DESGREZ et ZAKY montrèrent que l'acide glycérophosphorique et la choline exercent l'un et l'autre une action favorable sur les échanges, mais que c'est la base organique qui provoque la rétention du phosphore et, par suite, contribue directement au développement du squelette et du tissu nerveux. GILBERT et FOURNIER confirmèrent ces résultats sur le cobaye et le lapin, puis, transportant les lécithines dans le domaine de la thérapeutique, obtinrent, chez les tuberculeux, une augmentation de l'appétit, une reprise des forces, et une augmentation marquée du poids des malades et, parallèlement, une diminution de la toux, de l'expectoration et de la quantité de bacilles dans les crachats. BILLON et STASSANO apportèrent une nouvelle confirmation des résultats physiologiques mentionnés plus haut dans une étude comparative de l'action des lécithines, de l'acide nucléinique du thymus et du méthylphosphinate de soude. De ces trois sortes de substances, ce sont les lécithines qui provoquent le développement le plus rapide de la taille des animaux ; l'influence favorable n'est donc pas proportionnelle à la quantité de phosphore présente dans la molécule.

CLAUDE et ZAKY, MORICHAU-BEAUCHANT obtinrent avec les lécithines des résultats très favorables dans les deux premières périodes de la tuberculose. LANCEREAUX et PAULESCO essayèrent avec le même succès les lécithines chez les diabétiques maigres dépérissant malgré toutes les médications, de même que chez les malades atteints de tuberculose osseuse avec dégénérescence amyloïde du rein et albuminurie.

De son côté, CARRIÈRE ayant expérimenté l'action des lécithines sur les enfants normaux, avait observé une croissance plus rapide, une augmentation de poids et une amélioration de la nutrition générale établie par la détermination des coefficients urologiques. Cet auteur ajoute que l'action eutrophique ainsi constatée s'affaiblit au bout de quelques mois et qu'il est nécessaire de suspendre de temps en temps l'administration des lécithines si l'on veut en prolonger l'action. Plus récemment, YOSHIMOTO a établi, par la détermination du phosphore et de l'azote à l'entrée et à la sortie de l'organisme, que, sous l'influence des lécithines ajoutées à la ration alimentaire, l'économie retient de l'azote et du phosphore. C'est la confirmation du fait essentiel antérieurement démontré par DESGREZ et ZAKY, à l'aide de l'analyse du corps des animaux soumis durant plusieurs mois à l'influence de petites quantités de lécithines.

Action des lécithines sur les microbes pathogènes et les venins. — De nombreuses recherches ont mis en évidence, dans ces dernières années, l'action immunisante des lécithines et des extraits lécithinés vis-à-vis de certaines infections. BASSENGE a obtenu une substance immunisante contre le typhus par macération des bacilles typhiques dans une solution de lécithines. Une solution à 1 p. 100 de lécithine possède, en effet, la propriété de dissoudre les bacilles typhiques et d'en extraire une toxine, douée d'un fort pouvoir immunisant. Dès les premières 24 heures après injection de cette toxine, le sujet est insensible à une dose quadruple de la dose mortelle. Le même procédé d'immunisation a été appliqué à la peste par VAY. Des émulsions de lécithines de 1 à 10 p. 100 agglutinent les bacilles pesteux en quelques heures et modifient leur colorabilité.

Les extraits des bacilles ainsi traités ont perdu la plus grande partie de leur toxicité et sont doués d'action immunisatrice. P. Kyes a montré que le venin de cobra donne avec la lécithine une cobra-lécithine, véritable combinaison chimique, résistant à l'ébullition et se prêtant à l'obtention d'une antivénine d'avidité plus énergique que celle de Calmette.

Métabolisme des lécithines à l'état pathologique. — Nos connaissances sur les variations du taux des lécithines à l'état pathologique sont assez restreintes. Le mémoire le plus développé sur cette question est dû à V. Balthazard. Les résultats de ce travail sont basés sur des analyses effectuées sur le foie du cobaye, du lapin et de l'homme. A l'état normal, le foie du cobaye renferme 0,85 p. 100 de lécithines, celui du lapin 1,30, et celui de l'homme 1,28. Sous l'influence des infections (tuberculose, diphtérie), des intoxications par des poisons minéraux ou des poisons microbiens, ou encore des auto-intoxications (urémie), la proportion des lécithines s'élève à 2,42, 2,90 et même 3,04 p. 100. Balthazard admet que ces lécithines proviennent de la destruction des leucocytes du sang circulant. A l'occasion de ce travail, R. Lépine a rappelé qu'il a trouvé, dans le foie gras humain, jusqu'à 3 p. 100 de lécithines.

Dans les cylindres granulo-graisseux provenant de la néphrite parenchymateuse chronique, Mulon et Feuillié ont découvert des gouttelettes de lécithine qui semblent produites par la dégénérescence leucocytaire.

Plus récemment, enfin, Bolle d'une part, et Glikin de l'autre, ont constaté que les lécithines, qui constituent un élément constant de la moelle osseuse, diminuent dans la vieillesse. Cette diminution est très marquée dans la moelle osseuse des paralytiques généraux et des tabétiques.

Bibliographie. — Gobley (*Journ. de Pharm. et de Chim.*, 3e série, ix, 5 et 81 ; xi, 409 ; xii, 5 ; xvii, 401 ; xviii, 107 ; xix, 406). — Strecker (*Annal. d. Chem. u. Pharm.*, cxlviii). — Hoppe-Seyler. *Ueber das Vorkommen von Cholesterin und Protagon im Stroma der roten Blutkörperchen* (*Med. chem. Unters.*, 1867, 140) ; — *Ueber das Vitellin, Ichtulin, etc.* (*Ibid.*, 215). — Liebreich. *Ueber die chemische Beschaffenheit der Gehirnsubstanz* (*Liebig's Annalen*, cxxxiv, 29 ; *Zeit. phys. Chem.*, xxvii, 259). — Miescher-Schmiedeberg. *Physiol. chem. Untersuchungen über die Lachsmilch* (*Arch. exp. Path.*, xxxvii, 100, 1896). — Glikin (W.). *Ueber den Lecithingehalt des Knochenmarkes bei Tieren und beim Menschen* (*Bioch. Z.*, iv, 241). — Otolski. *Das Lecithin des Knochenmarkes* (*Ibid.*, iv, 124). — Cousin (H.) (*B. B.*, lv, 913, 1903 et *C. R.*, cxxxvii, 68, 1903). — Ulpiani (*Gazz. chim. ital.*, xxxi, 2, 47, 1901). — Willstätter (R.) et Lüdecke (K.) (*D. chem. Ges.*, xxxvii, 3753, 1904). — Diakonow. *Ueber die phosphorhaltigen Körper der Hühner und Störeier* (*Med. chem. Untersuch.*, 1867, 221 ; — *Ueber das Lecithin* (*Ibid.*, 404) ; — *Ueber die chem. Constit. des Lecithins* (*Cbl. med. Wiss.*, 1868) ; — *Das Lecithin im Gehirn* (*Ibid.*). — Gilson. *Beiträge zur Kenntniss des Lecithins* (*Zeit. phys. Chem.*, xii, 585). — Zuelzer. *Ueber Darstellung von Lecithin und anderen Myelinsubstanzen aus Gehirn und Eigelbextracten* (*Z. phys. Chem.*, xxvii, 265). — Bergell. *Darstellung des Lecithins* (*Chem. Ber.*, xxxiii, 2584). — Bordas et de Raczowski (*C. R. Acad. Sc.*, cxxxvi, 1903, 56). — Koch (W.). *Lecithine und ihre Bedeutung für die lebende Zelle* (*Zeit. phys. Chem.*, xxxvii). — Long et Gephart (*Journ. of Amer. chem. Soc.*, xxx). — Dastre et Morat (*Thèse de doctorat ès sciences nat.*, Paris, 1876). — Bokay. *Ueber die Verdaulichkeit des Nucleins und Lecithins* (*Zeit. phys. Chem.*, i, 157). — Hasebroek. *Ueber das Schicksal des Lecithins im Organismus und eine Beziehung desselben zum Sumpfgas im Darmkanal* (*Ibid.*, xii). — Ulpiani (*Chem. Zentralbl.*, 1901, ii, 30 et 193). — Mayer (P.) (*Bioch. Zeitschr.*, i). — Thudichum. *Die chemische Constitution des Gehirns*, 1901. — Loisel (*B. B.*, 1903, 703). — Rengniez (P.). *Thèse de Doctorat en Pharmacie*, Paris, 1911. — Lambling. *Précis de biochimie*, Paris, 1911. — Prowezek. *Das Lecithin und seine biologische Bedeutung* (*Biol. Centralbl.*, 382, juin 1908). — Clementi. *Intorne all'azione della lipasi pancreatica ed enterica sulla lecitina* (*Arch. di Fisiologia*, viii, fasc. 5, 399-409). — Schulze. *Ueber die zur Darstellung von Lecithin und andere Phosphatiden an Pflanzensamen verwendbaren Methoden* (*Zeit. f. physiol. Chem.*, xvii, 207, 1893). — Stoklasa. *Ueber die physiol. Bedeutung des Lecithin in den Pflanzen* (*Ber. der deutsch. Ges.*, xxix, 276, 1896). — Danilewski. *De l'influence de la lécithine sur la croissance et la multiplication des organismes* (*C. R. Ac. des Sc.*, cxxi, 1167, 1895 et cxxiii, 1896, 195). — Serono. *Sur*

les injections de lécithine chez l'homme et chez les animaux (*Giorn. d. R. Accad. med. di Torino*; *Arch. ital. de Biol.*, XXIII, 1897). — WILDIERS. *Inutilité de la lécithine comme excitant de la croissance* (*La Cellule*, XXVII, nº 2, 385, 1900). — BALTHAZARD. *Les lécithines du foie à l'état normal et pathologique* (*B. B.*, LV, 1901, 922). — LÉPINE. *Sur la relation existant entre l'état graisseux du foie (avec augmentation de la lécithine hépatique) et le phosphore incomplètement oxydé de l'urine* (*Ibid.*, XLIII, 1901, 978). — DESGREZ et ZAKY. *Influence des lécithines sur les échanges nutritifs* (*Ibid.*, 1900, 794; *Journ. de Physiol. et Pathol. générale*, 1901; *C. R. Acad. des Sc.*, CXXXII, 1901, 512. — CLAUDE et ZAKI. *La lécithine dans la tuberculose* (*Ibid.*, CXXXIII, 1901, 486). — GILBERT et FOURNIER. *La lécithine en thérapeutique* (*C. R. B. B.*, 1901, 145). — CARRIÈRE. *Influence de la lécithine sur les échanges nutritifs* (*C. R. Acad. des Sc.*, CXXXIII, 1901, 314). — BERNARD (Léon), BIGART et LABBÉ (Henri). *Sur la sécrétion des lécithines dans les capsules surrénales* (*C. R. B. B.*, LV, 1903, 120). — GILLOT. *Contribution à l'étude des composés organiques du phosphore* (*Thèse de la Faculté de méd. de Paris*). — DOYON et MOREL. *La lipase existe-t-elle dans le sérum normal?* (*C. R. B. B.*, LIV, 1902, 243-498). — BILLON et STASSANO. *Action de quelques composés phosphorés sur la nutrition* (*Ibid.*, 1903, 775). — MORICHAU-BEAUCHANT. *Étude thérapeutique sur la lécithine* (*Thèse Fac. de Méd. de Paris*, 1901). — YOSHIMOTO. *Ueber den Einfluss des Lécithins auf den Stoffwechsel* (*Zeit. f. physiol. Chemie*, LXIV, 464). — VAY. *Action immunisante des extraits lécithinés de bacilles pesteux* (*Deutsch. med. Wochenschr.*, 24 déc. 1908, 2265). — KYES. *Sur les lécithines du venin des serpents* (*Bioch. Zetischr.*, VIII, 1908, 42). — MULON et FEUILLIÉ. *De la présence des lécithines dans les cylindres leucocytaires (granulo-graisseux)* (*B. B.*, XLIV, 1908, 670). — GLIKIN. *Sur la signification biologique de la lécithine* (*Bioch. Zeitschr.*, VII, 286-297, 1907. — BOLLE. *Ueber den Lecithingehalt des Knochenmarks von Mensch und Haustieren* (*Ibid.*, XXIV, 179-191).

DESGREZ.

(Octobre 1910.)

LEGALLOIS (Julien-Jean-César), né à Cherneix en Bretagne le 1er avril 1770, mort à Paris dans les premiers jours de février 1814, médecin et physiologiste éminent, exerça sur l'évolution de la science expérimentale au début du XIXe siècle une influence considérable.

L'histoire de la vie de LEGALLOIS est intéressante; elle a été écrite par son fils Eugène et figure comme introduction dans la publication de ses œuvres, en 1824. Orphelin à l'âge de 13 ans, LEGALLOIS consacra les faibles ressources dont il disposait à acquérir une solide instruction : après avoir terminé ses études moyennes au collège de Dol, il s'inscrivit à l'Université de Caen, où il s'appliqua surtout aux mathématiques et à la philosophie; à 19 ans, il aborda l'anatomie, puis il partit pour Paris où il comptait poursuivre ses études médicales. Une grave maladie vint contrarier ses projets, puis les troubles révolutionnaires l'empêchèrent de les exécuter. Mêlé au mouvement qui agitait la France, LEGALLOIS fut chargé d'une mission dans son propre département où il eut à surveiller l'exploitation des salpêtres; lorsque la tourmente fut passée, LEGALLOIS, qui n'avait plus de ressources, demanda et obtint d'être envoyé comme élève salarié à l'école de médecine de Paris.

A maintes reprises LEGALLOIS avait fait preuve d'intelligence et d'initiative; déjà en 1792 il avait adressé au ministre de la Guerre une lettre demandant la création d'une école de médecine clinique; en revenant à Paris, ou l'enseignement clinique était alors négligé, il rédigea une pétition demandant aux magistrats du peuple la création d'une chaire de médecine pratique et priant qu'elle fût confiée au citoyen CORVISART.

Il suivit assidûment les leçons de ce maître et s'exerça aux opérations chirurgicales sous la direction de DESAULT; poursuivant en même temps ses études littéraires, il se familiarisa avec le latin, le grec, l'italien et l'anglais. En septembre 1801, il soutint une thèse sur la question suivante : *Le sang est-il identique dans tous les vaisseaux qu'il parcourt?*

Le titre seul suffit à démontrer le peu de développement des connaissances physiologiques contemporaines; plus démonstrative encore à cet égard est l'allure générale de cette dissertation; le soin avec lequel sont rapportées les opinions des plus anciens

auteurs, le souci de la discussion méthodique à propos d'un fait qui paraît devoir être jugé immédiatement par l'expérience, la rédaction même où l'on voit chacune des propositions être suivie d'une série de corollaires dans une forme qu'un scoliaste ne désavouerait pas, tout indique que l'auteur est encore empêtré dans les lisières de l'argumentation logique.

Cet opuscule marque bien la période de transition entre les anciens errements encore en vigueur dans les écoles et les révélations de l'expérimentation naissante. Dans la suite, Legallois se dégagera tout à fait des formes surannées qui caractérisent sa première publication.

Médecin par nécessité, physiologiste par instinct, Legallois ne manqua point de trouver jusque dans sa pratique obstétricale maint problème à résoudre; c'est ainsi qu'un cas particulier d'accouchement l'amena à rechercher combien de temps peut survivre un fœtus à terme qui n'a pas encore respiré à l'air et qui se trouve privé de la respiration placentaire. Il expérimenta aussitôt sur des cobayes, des lapins, des chats et des chiens. Ayant constaté, au cours de ces recherches, que la décollation détermine la mort par asphyxie, il chercha à entretenir la vie chez des animaux dont il avait sectionné la moelle cervicale, en employant le procédé de la respiration artificielle par insufflations trachéales. Le fait que l'animal décapité peut survivre si on l'empêche d'asphyxier paraissait en contradiction avec les anciennes doctrines qui attribuaient au cerveau un rôle essentiel en tant que source de la vie. Legallois arrive à convaincre que *le principe de la vie du tronc est dans le tronc même*, affirmation qui devait conduire logiquement son auteur à une étude approfondie des fonctions de la moelle épinière.

Poursuivant, chaque fois que ses occupations lui en laissaient le loisir, ses intéressantes expériences, Legallois opère des sections diverses de la moelle épinière chez les animaux et observe avec exactitude les symptômes consécutifs au lésions expérimentales; il reconnaît que si le cerveau agit sur la respiration, c'est par l'intermédiaire de la moelle. « Ce n'est pas du cerveau tout entier que dépend la respiration; mais bien d'un endroit assez circonscrit de la moelle allongée, lequel est situé à une petite distance du trou occipital, et vers l'origine des nerfs pneumo-gastriques. Car, si l'on ouvre le crâne d'un jeune lapin et que l'on fasse l'extraction de son cerveau par portions successives, d'avant en arrière, en le coupant par tranches, on peut enlever de cette manière tout le cerveau proprement dit et ensuite tout le cervelet et une partie de la moelle allongée. Mais elle (la respiration) cesse subitement lorsqu'on arrive à comprendre dans une tranche l'origine des nerfs pneumo-gastriques.

« On pourrait donc décapiter un animal de manière qu'il continuât de vivre de ses propres forces et sans le secours de l'insufflation pulmonaire. »

Ce texte suffit à établir que la découverte du centre bulbaire de la respiration a été faite par Legallois en 1808.

Il y a du reste, dans les « expériences sur le principe de la vie » datant de cette époque, un grand nombre de faits absolument nouveaux relatifs à la vie des nerfs, aux fonctions de la moelle épinière, au rôle de la circulation sanguine dans la nutrition des centres nerveux. Les résultats si brillants obtenus depuis cinquante ans par la méthode des circulations artificielles sont prévus et prédits par Legallois quand il affirme que s'il existait quelque moyen de suppléer à la circulation naturelle « on pourrait ressusciter un cadavre quelque temps après la mort ».

Eugène Legallois, reprenant cette idée paternelle avec un filial enthousiasme, a inséré dans l'édition des œuvres de Legallois en 1824 une note intitulée: *De la possibilité d'opérer une résurrection.* Il indique le plan d'expériences à faire pour « reporter la vie dans les foyers nerveux d'un animal en y faisant arriver un sang vivifié et échauffé dans des poumons »; il s'excuse de ne pas avoir les moyens de réaliser ces expériences, elles ont, comme on le sait, été faites depuis avec un succès qui justifie absolument les prévisions de Legallois.

Certes celui-ci faisait erreur en supposant que le « principe de vie » est porté de la moelle aux organes ou encore que « les mouvements du cœur puisent toute leur force dans cette moelle »; mais si ces interprétations étaient erronées, les faits expérimentaux que Legallois a mis en évidence sont restés inattaquables.

L'article *Anatomie et physiologie du cœur*, écrit par Legallois pour le *Dictionnaire*

encyclopédique, et mieux encore les deux mémoires « sur la chaleur des animaux que l'on entretient en vie par l'insufflation pulmonaire » attestent les progrès immenses réalisés par l'auteur dans la technique de ses expériences : les procès-verbaux pourraient, aujourd'hui encore, servir de modèles.

C'est l'illustre collaborateur de Lavoisier, l'auteur de la *Mécanique céleste*, c'est Laplace qui avait engagé Legallois à entreprendre des expériences sur la chaleur des animaux; c'est à Laplace que Legallois avait dédié ses expériences sur le principe de la vie et il semble bien que la filiation puisse s'établir ainsi entre le fondateur de la chimie biologique et le prédécesseur de Magendie. En lisant les écrits de Legallois, il semble que l'on assiste à l'éclosion d'idées encore imparfaitement assurées dans lesquelles on reconnaît, non sans émotion parfois, les grandes directions que la physiologie allait prendre et dont Claude Bernard devait donner les lumineuses formules. Legallois n'a pas entrevu leur heureuse destinée : ayant épuisé ses ressources en poursuivant ses expériences, il demanda et obtint la place de médecin de Bicêtre; il avait toujours été le médecin des pauvres; il trouvait à Bicêtre, avec une aisance assurée, une sorte de ministère de la bienfaisance; il aurait pu sans doute y vivre quelques années paisibles tout en continuant ses recherches; mais la mort vint le surprendre brusquement : atteint d'une fièvre soudaine, il se condamna lui-même, et, six jours après, mourut, à l'âge de quarante-quatre ans.

PAUL HEGER.

Bibliographie. — I. *Le sang est-il identique dans tous les vaisseaux qu'il parcourt?* (*Thèse de Paris*, an XIII, in-8). — II. *Recherches chronologiques sur Hippocrate*, Paris, 1804, in-8). — III. *Recherches sur la contagion de la fièvre jaune* (Paris, 1805, in-8). — IV. *Expériences sur le principe de la vie, notamment sur celui des mouvements du cœur et sur le siège de ce principe* (Paris, 1812, in-8). — V. Articles du *Dictionnaire des sciences médicales*. — VI. *Œuvres de César Legallois, avec des notes de M. Pariset*, Paris, 1824, 2 vol. in-8. (L'édition renferme une *Notice sur l'auteur* par Eugène Legallois et une courte dissertation du même sur la possibilité d'opérer une résurrection.) — VII. *Expériences physiologiques sur les animaux, tendant à faire connaître le temps durant lequel il peuvent être sans danger privés de la respiration soit à l'époque de l'accouchement lorsqu'ils n'ont point encore respiré, soit à différents âges après la naissance.* Imprimé en 1835 sous les auspices de l'Acad. roy. des Sciences de l'Institut de France, brochure.

LÉPIDINE (V. Quinoléine).

LÉPINE (Raphaël), (Lyon, 1840), professeur à la Faculté de médecine de Lyon (1877).

A. Nerfs vaso-dilatateurs et troubles vaso-moteurs.

Troubles vaso-moteurs des membres dans quelques affections fébriles et spécialement dans la pneumonie (*B. B.*, 1867, 133); — *Variations de température des membres paralysés relativement aux membres sains* (*Mém. Soc. de Biol.*, II, 1868, 18); — *Sur la température des nouveau-nés* (*Mém. Soc. de Biol.*, 1869, 207); — *Sur un cas d'hémiplégie survenue dans le cours d'une pneumonie* (*B. B.*, 1869, 346); — *Développement et diffusion du ferment saccarifiant* (*Arb. aus der physiol. Anstalt zu Leipzig*, 1870); — *De l'influence qu'exercent les excitations du bout périphérique du nerf sciatique sur la température du membre correspondant* (*Mém. Soc. Biol.*, 1876, 21); — *État parétique des membres du côté correspondant à un empyème* (*Soc. méd. des hôpitaux de Paris*, 1875); — *Analyse chimique de la substance cérébrale dans deux cas d'hémiplégie réflexe* (*Rev. de méd.*, 1886); — *Taches ecchymotiques de la muqueuse stomacale d'un cobaye* (*B. B.*, 1870, 38).

B. Divers sur le cerveau.

Structure des canaux périvasculaires dans les centres nerveux (*B. B.*, 1867, 173) ; — — *Note sur deux cas d'hémorrhagie sous-méningée* (*Mém. Soc. Biol.*, 1867, 45); — *Canaux périvasculaires des centres nerveux dans les méningites* (*A. d. P.*, 1869); — *De l'hémiplégie pneumonique* (*Th. in.*, Paris, 1870) ; — *Fréquence des lésions cérébrales par contre-coup* (*Bull. Soc. anat.*, 1873, 800 et *Rev. de méd.*. 1896, 655); — *Hémiplégie diabétique* (*Rev. de méd.*, 1886).

C. Localisations cérébrales.

Des localisations cérébrales (*Th. d'agrég.*, 1876); — *Sur une particularité relative à la rotation de la tête et à la déviation conjuguée des yeux dans certains cas d'apoplexie* (*B. B.*, 1873, 23); — *Excitation des parties superficielles du cerveau et leurs effets sur le cœur et les sécrétions* (*B. B.*, 1875, 231); — *Excitation faradique des hémisphères cérébraux. Action sur le cœur* (*B. B.*, 1875, 335); — *Influence de l'excitation du cerveau sur la sécrétion salivaire* (avec Bochefontaine) (*B. B.*, 1875, 257); — *Paralysie glosso-labiée cérébrale à forme pseudo-bulbaire* (*Revue mensuelle*, 1877 et *Rev. de méd.*, juin 1899); — *Trismus d'origine cérébrale* (*Rev. de méd.*, 1882); — *Localisation corticale des mouvements du pouce* (*Rev. mensuelle*, 1878 et *Rev. de méd.*, 1883, 569; 1886, 655); — *Cécité psychique* (*Rev. de méd.*, 1897).

D. Épilepsie. Hystérie.

Épilepsie pléthorique (*Rev. mensuelle*, 1877 et *Rev. de méd.*, 1881, 80; 1883, 572); — *Actes réflexes partis de la plèvre et déterminant des convulsions épileptiformes ou des paralysies* (*B. B.*, 1876, 139); — *Un cas d'épilepsie grave amélioré par l'emploi combiné des saignées et de la diète lactée et amylacée* (*B. B.*, 1877, 279); — *Épilepsie et pouls lent* (*Lyon médical*, 1884 et *Rev. de méd.*, 1910); — *Somnambulisme avec surdité pour les sons non écoutés* (*Rev. de méd.*, 1894; 1896, 646); — *Théorie mécanique de la paralysie hystérique, du somnambulisme, du sommeil naturel et de la distraction* (*B. B.*, 1895, 95); — *Mécanisme des paralysies hystériques* (*Rev. de méd.*, 1896, 650).

E. Nutrition. Urine.

Influence de la privation de nourriture sur la croissance chez les cobayes (*B. B.*, 1874, 351); — *Influence de la croissance sur la perte de poids chez les jeunes animaux privés de nourriture* (*B. B.*, 1874, 352); — *Art. « Inanition » du nouv. Dict. de méd. et de chirurgie*, 1872); — *Excrétion du phosphore par l'urine* (*Revue mensuelle*, 1879); — *Phosphore incomplètement oxydé* (*C. R.*, 1884); — *Soufre non complètement oxydé de l'urine* (*Rev. de méd.*, 1881 et *C. R.*, 1883); — *Contribution à l'étude de l'excrétion de l'azote total et de l'azote des matières extractives par l'urine* (*B. B.*, 1880, 332); — *Sur l'albumine rétractile* (avec Cazeneuve) (*B. B.*, 1880, 377 et 935); — *Sur l'excrétion du soufre par l'urine* (*B. B.*, 1880, 334); — *Sur la périodicité régulière à type généralement neutre des maxima et des minima de l'excrétion diurne de l'urée* (*Mém. Soc. Biol.*, 1882, 6); — *Sur l'acide phosphorique et le phosphore non complètement oxydé dans l'urine des épileptiques* (*B. B.*, 1884, 499); — *Cystite produite par le micrococcus ureae* (avec E. Roux) (*C. R.*, 1885); — *Sur la toxicité des urines chez les pneumoniques* (*B. B.*, 1889, 301); — *Sur la détermination quantitative de l'acide phospho-glycérique dans l'urine à l'état physiologique et dans diverses conditions anormales, notamment dans le foie gras* (avec Eymonnet (*B. B.*, 1882, 622); — *Note relative à l'action du bain à température excessivement basse sur la composition de l'urine* (*B. B.*, 1880, 80) (avec Flavard); — *Des effets de la saignée sur la composition de l'urine chez les chiens à l'inanition* (*B. B.*, 1880, 89) (avec Flavard).

F. Cœur et sang.

Sur une méthode pour doser les gaz du sang chez l'homme (*B. B.*, 1873, 74); — *Analyse des gaz des liquides pathologiques* (*B. B.*, 1873, 113); — *Sur un caractère sphygmographique qu'on peut observer dans certains cas de rétrécissement mitral* (*B. B.*, 1873, 163); — *Sur un procédé propre à augmenter l'amplitude du pouls dans l'asystolie* (*B. B.*, 1873, 164); — *Note sur la chaleur développée pendant la coagulation du sang* (*B. B.*, 1876, 56); — *Détermination de l'alcalinité du sang chez l'homme* (*B. B.*, 1878, 84); — *Sur l'écartement des systoles auriculaire et ventriculaire dans certains cas de bruits de galop* (*B. A.*, 1882, 97); — *Note sur la présence temporaire dans le sang humain d'un très grand nombre de globules rouges très petits* (*microcytes*) (avec Germont (U.) (*B. B.*, 1877, 164); — *Influence des saignées sur l'apparition dans le sang humain de petits globules rouges* (*microcytes* (avec Germont (U.) (*B. B.*, 1877, 278); — *Sur la numération des globules rouges chez l'enfant nouveau-né* (avec Germont (U.) et Schlemmer) (*B. B.*, 1876, 44); — *Influence de l'échauffement et du refroidissement du cœur sur les effets de l'excitation du nerf vague* (avec Tridon) (*Mém. Soc. Biol.*, 1876, 38); — *Anémies pernicieuses* (*Rev. de méd.*, 1877); — *Augmentation de la valeur globulaire dans l'anémie cancéreuse* (*Lyon méd.*, 1900); — *Réduction de l'oxyhémoglobine* (avec Boulud) (*C. R.*, 10 avril 1905); — *Origine de l'oxyde de carbone existant à l'état normal dans le sang* (*Journ. de physiol.*, juillet 1906).

G. Glycosurie. Diabète.

Communications nombreuses à partir de 1889 dans *Lyon médical*, et à partir de 1890 dans les *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences* (1890-1913). L'indication bibliographique complète est donnée à l'art. **Glycolyse** de ce Dictionnaire et surtout dans le *Diabète sucré*, 1 vol. in-8, Paris, 1909, 700 p.. Voir aussi *Revue de médecine* 1910 et 1911.

H. Digestion. Glandes digestives.

Absorption et sécrétion dans les divers segments de l'intestin grêle (*Arch. de physiol.*, 1883); — *Crampe du pylore* (*Sem. médic.*, 1901, 161); — *Résorption éventuelle de la bile par le réseau veineux sus-hépatique* (*B. B.*, 1896, 998); — *Gastrexie* (*Soc. méd. des hôp. de Paris*, 1885); — *Résorption de la bile par les veines sus-hépatiques* (avec P. Aubert) (*B. B.*, 1885, 767); — *Rech. exp. sur la question de savoir si certaines cellules des glandes dites à pepsine de l'estomac présentent une réaction acide* (*B. B.*, 1873, 351); — *Température du pancréas comparée à celle du foie* (*Arch. de méd. exp.*, 1899); — *Traitement du hoquet par la traction de la langue* (*B. B.*, 1896, 135).

I. Thérapeutique. Pharmacodynamie.

Sur l'action du furfurol (*B. B.*, 1887, 437); — *Sur l'altération du sang produite par l'acétanilide et par la dioxynaphtaline* (*B. B.*, 1887, 517); — *Sur le mécanisme de la glycosurie consécutive à l'empoisonnement par la vératrine* (*B. B.*, 1892, 554); — *Valeur de la caféine* (*Lyon, méd.*, 1882); — *L'acétanilide* (*Rev. de méd.*, 1887); — *La terpine* (*Rev. de méd.*, 1885, 136 et 538); — *Etude physiologique des nouveaux antipyrétiques* (*Arch. de méd. expér.*, 1889 et 1890); — *Faut-il traiter la fièvre?* (*Sem. méd.*, 1900; *Lyon méd.*, 1910); — *Action contraire ou paradoxale des médicaments* (*Sem. méd.*, 1888, 149; 1894, 121); — *Phénomènes réactionnels* (*Semaine médicale*, 30 janv. 1907).

J. Divers.

Action des rayons X sur les tissus animaux (avec Bonlud) (*C. R.*, 11 janv. 1904); — *Action des rayons X sur le corps thyroïde* (*B. B.*, 23 janv. 1904); — *Fièvre typhoïde chez le chien* (*C. R.*, 1897 et *Rev. de méd.*, 1899).

LEUCINE. — La leucine (de λευκός, blanc) a été trouvée par Proust (1) (1818), parmi les produits de la putréfaction du gluten et du fromage en présence de l'eau, puis par Braconnot (1820) (2), parmi les produits de décomposition de divers protéiques, gélatine, etc. Jusqu'en 1891, on a admis que la leucine est l'acide α-aminocaproïque normal $CH^3 - CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH - NH^2 - CO^2H$, identique, au pouvoir rotatoire près, à l'acide de synthèse qu'Hüfner (3) avait obtenu en partant de l'acide caproïque de fermentation ou acide normal. Mais, par les travaux de Schultze et Likiernik (4), confirmés et fortifiés par ceux de E. Fischer (5), de E. Fischer et Hagenbach (6), il est établi aujourd'hui que la leucine naturelle est l'*acide α-amino*-isobutylacétique $(CH^3)^2 = CH - CH^2 - CH - NH^3 - COOH$ sous sa forme lévogyre (*l*-leucine). La leucine de synthèse (voy. plus loin au mot *leucine racémique*) est un racémique, la *dl*-leucine, que l'on a réussi à dédoubler en *l*-leucine, identique à la leucine naturelle, et en acide dextrogyre, la *d*-leucine. La leucine racémique et la *d*-leucine sont uniquement des produits de laboratoire; seule, la leucine a été trouvée dans la nature.

A côté de cette *l*-leucine naturelle, E. Ehlrich (7) a placé, en 1904, une *isoleucine* dextrogyre (*d*-isoleucine), extraite par lui des mélasses de sucrerie, désucrées par la strontiane, et qui se trouve aussi parmi les produits de l'hydrolyse des protéiques, à côté de la leucine. Par les recherches synthétiques de F. Ehrlich (8), puis, d'une manière plus précise encore, par celles de Bouveault et R. Locquin (9), de R. Locquin (9 *bis*), cette *d*-isoleucine a été identifiée avec l'acide *α-amino-β-méthyl-β-éthyl-propionique* dextrogyre.

$$\left.\begin{matrix} CH^3 \\ C^2H^5 \end{matrix}\right\rangle \overset{*}{C}H - \overset{*}{C}H.NH^2 - CO^2H$$

On remarquera que cette formule contient deux atomes de carbone asymétriques (marqués chacun par un astérisque), tandis que celle de la leucine n'en présente qu'un seul. On prévoit donc pour ce composé deux racémiques, dédoublables chacun en un produit droit et en un produit gauche. On a appelé l'un de ces racémiques (celui dont le

composant droit est l'isoleucine naturelle, ou *d*-isoleucine) *isoleucine* (*dl*-isoleucine), et l'autre *allo-isoleucine* (*dl*-allo-isoleucine). On connaît l'isoleucine racémique (c'est le produit de synthèse d'Ehrlich et de Bouveault et Locquin), et on l'a dédoublée en ses deux composants, le droit, identique à la *d*-isoleucine naturelle, et le gauche. De ces trois isoleucines, le produit droit a été seul trouvé dans la nature; c'est l'isoleucine naturelle. Les deux autres sont des produits de laboratoire. Quant aux allo-isoleucines, elles ne sont encore qu'incomplètement connues, et aucune d'elles n'a été rencontrée dans la nature.

Les deux seules leucines naturelles sont donc actuellement la *l-leucine* et la *d-isoleucine*. Cependant l'existence, dans les protéiques, d'un troisième noyau de leucine (dextrogyre), qui serait l'*acide α-aminocaproïque normal*,

$$CH^3 - CH^2 - CH^2 - CH^2 - CH.NH^2 - COOH$$

devient de plus en plus probable (E. Abderhalden et A. Weil) (9 *ter*).

Leucine gauche. — *Origine.* Voici, d'après E. Abderhalden (10), les quantités de leucine qu'a fournies l'hydrolyse des divers protéiques pour 100 parties en poids de protéique desséché à 100°, et supposé exempt de cendres : Sérumalbumine, 20,0; ovalbumine, 7,1; lactalbumine de vache, 19,4; sérumglobuline, 18,7; édestine de semence de chanvre, 20,9; édestine de semence de coton, 15,5; édestine de semence de tournesol, 12,9, édestine de semence de courge, 4,7; globuline de fèves de soja, 8,5; légumine, 8,2; globutine de *Bertholletia excelsa*, 8,7; amandine de *Prunus amygdalus*, 4,45; gliadine de farine de froment, 6,0; zéine de maïs, 18,6; hordéine de l'orge, 5,7; gliadine de farine de seigle, 6,3; gluten de farine de froment, 6,0; leucosine de farine de froment, 11,3; conglutine de semence de lupin ,6,75; avénine de l'avoine, 15,0; albumine de semences de pin, 6,2; fibrine du sang, 15,0; caséine du lait de vache, 10,5; caséine du lait de chèvre, 7,4; vitelline du jaune d'œuf, 11,0; histone du thymus, 11,8; globine de l'oxyhémoglobine de cheval, 29,0; globine de l'oxyhémoglobine de chien, 20,9; fibroïne de soie, 1,5; soie de *Nephila madagascariensis*, 1,8; élastine, 21,4; ichtylépidine des écailles de *Cyprinus carpio*, 15,1; membrane coquillière de l'œuf de poule, 7,4; membrane des œufs de *Scyllium stellare*, 5,8, coïline de l'estomac de poule, 13,2; spongine, 7,5; kératine de corne de bœuf, 18,3; kératine de corne de mouton, 15,3; kératine de crin de cheval, 7,1; kératine de plume d'oie, 8,0; kératine de laine de mouton, 11,5; gélatine, 2,1. Un tableau plus étendu (avec bibliographie complète) a été dressé récemment par Géza Zemplén (10 *bis*). Depuis que l'on connaît l'isoleucine, qui accompagne la leucine dans les protéiques, on se rend compte que les poids de leucine cités ci-dessus comprennent une certaine quantité d'isoleucine (et aussi de valine, très difficile à séparer de l'isoleucine). Néanmoins, E. Fischer estime que les chiffres ci-dessus ne sont pas trop élevés, sans doute à cause des pertes inévitables.

On a trouvé en outre, la leucine dans le contenu intestinal et parmi les produits de l'hydrolyse trypsique des protéiques, dans le pancréas, la rate, le thymus, les glandes lymphatiques, la glande thyroïde, le foie, le rein. Mais ces recherches n'ont pas toujours porté sur des organes tout à fait frais, en sorte que la leucine trouvée a pu provenir de l'autolyse des protéiques des tissus. Cependant, il est certain que le foie frais (chien), que la chair de beaucoup de poissons (Suzuki et Joshimara (10 *ter*) contiennent de la leucine. On en trouvê aussi dans le corps des invertébrés et dans les tissus des plantes, et notamment dans les jeunes plantules (E. Schulze), dans les tubercules de pommes de terre, dans divers champignons, dans le seigle ergoté, etc. La leucine apparaît aussi dans un grand nombre de tissus ou de productions pathologiques, dans le foie, la bile, le sang et l'urine au cours de l'atrophie jaune aiguë ou de l'intoxication par le phosphore (11); dans l'urine au cours de la cirrhose du foie (12), de la cystinurie (13), de l'ictère (rarement) (14), dans le pus, ce qui n'a rien de surprenant, puisque les globules du pus sont riches en diastases protéolytiques,

Synthèse et préparation. — La *synthèse* de la leucine naturelle a été faite en dédoublant en ses deux composants la leucine racémique de synthèse (voy. plus loin), prise sous la forme de son dérivé benzoylé, ou mieux de son dérivé formylé, et combinée à la cinchonine (pour le dérivé benzoylé), ou à la brucine (pour le dérivé formylé). Le sel

de la forme droite cristallise d'abord, et celui du dérivé gauche reste dans les eaux mères (E. Fischer; E. Fischer et O. Warburg (15).

Pour la *préparation*. Röhmann part de la nutrose du commerce (caséinate de sodium); 500 grammes de ce produit sont mis à digérer à 35°, pendant huit jours, avec 25 centimètres cubes de CO^3Na^2, 5 litres d'eau constitués en partie par l'extrait aqueux (plus $CHCl^3$) de 1,500 grammes de pancréas, le tout additionné de 50 centimètres cubes d'une solution alcoolique de thymol à 10 p. 100. On sépare la tyrosine qui s'est déposée pendant la digestion, on neutralise par HCl et on concentre. La leucine brute qui se dépose est purifiée en passant par le chlorhydrate de la leucine éthylique (Röhmann) (16). — On peut aussi faire l'hydrolyse du protéique (caséine, corne, élastine du ligament de la nuque du bœuf, etc.) par HCl fumant ou par SO^4H^2 à 30 p. 100 à l'ébullition, pendant vingt heures, ou mieux encore par HFl à 30 p. 100 pendant une centaines d'heures au bain-marie (Hugounenq et Morel (17). Quand l'hydrolyse est achevée, on précipite SO^4H^2 ou HFl par la chaux, on concentre (en séparant la tyrosine qui se dépose d'abord) jusqu'à cristallisation de la leucine brute. Celle-ci est purifiée par le procédé d'éthérification de E. Fischer (18); c'est-à-dire que la leucine brute, transformée en éther éthylique, est distillée dans le vide sous 11 millimètres de pression. La majeure partie de la leucine éthylique passe de 83° à 85°. On en dégage la leucine libre par saponification avec l'eau, E. Fischer (19). Avec 1 kilogramme d'ovalbumine brute, Hugounenq et Morel (17) ont obtenu, par hydrolyse chlorhydrique, sulfurique ou fluorhydrique, respectivement 80, 112 et 156 grammes de leucine. Mais depuis que l'on connaît l'isoleucine, on se rend compte que la leucine ainsi obtenue est toujours accompagnée d'isoleucine et aussi de valine (19 *bis*) (voyez plus bas). Dans la caséine, Levenne et D. van Slyke (20) ont trouvé 7,92 de leucine, 1,43 d'isoleucine et 6,69 p. 100 de saline. La séparation, très laborieuse, peut être réalisée en transformant le produit en un sel de cuivre et en épuisant un grand nombre de fois, par l'alcool méthylique, qui dissout l'isoleucine et la valine cuivriques mélangées à la leucine. Ehrlich et Wendel (21), Levenne et D. van Slyke (20) ont décrit un procédé permettant de séparer la saline de la leucine et de l'isoleucine. Pour la séparation de la leucine en présence d'autres acides aminés (tyrosine, phénylalanine, alanine, valine), voy. les travaux de J. Habermann et Ehrenfeld, de Schulze, de Levenne et van Slyke (21 *bis*).

Propriétés. — (La plupart des indications qui suivent se rapportent à des préparations de leucine qui contenaient évidemment des quantités variables d'isoleucine.) La leucine pure est en paillettes blanches, souvent associées en choux-fleurs; moins pure, elle est en sphères à structures rayonnées ou en amas amorphes. Sa saveur est fade et un peu amère. L'eau la mouille difficilement. Elle se dissout dans 46 parties d'eau à 20°, et fond en tube fermé à 295°. En solution aqueuse à 2,21 p. 100, elle donne $[\alpha]_D^{20°} = -10°,42$. En solution dans HCl à 20 p. 100, où elle devient dextrogyre, elle donne, à 3,66 p. 100, $[\alpha]_D^{20°} = +15°,53$ (Ehrlich et Wendel) (21). Sa densité à 18° est de 1,293 (Engel et Vilmain) (22) et sa chaleur de combustion moléculaire $854^{cal},9$ (Berthelot et André) (23), $858^{cal},5$ (E. Fischer et Wrede) (24).

Chauffée, la leucine se sublime bien au-dessous de son point de fusion, en donnant des flocons blancs et en dégageant une odeur d'amylamine, produit qui se forme à partir de la leucine par perte de CO^2. Chauffée dans un courant de HCl ou de CO^2, elle donne, par l'union de deux molécules et perte d'une molécule d'eau, un corps cyclique, la *leucinimide*. Chauffée avec de l'eau à 150°, elle n'est pas altérée; mais, à cette température, l'eau de baryte la racémise (Schulze et Bosshard; E. Fischer (4) (5).

Par sa fonction acide, la leucine se combine avec les bases et les alcools, en donnant des sels et des éthers; par sa fonction amine, elle se combine aux acides pour donner aussi des sels; ou bien elle donne naissance, par des substitutions dans le groupe NH^2, à des dérivés nombreux, dont plusieurs sont très précieux pour caractériser ce corps.

Le *sel de cuivre* $(C^6H^{12}NO^2)^2Cu$ est en écailles d'un bleu pâle, très peu soluble dans l'eau (1 partie pour 1460 parties d'eau bouillante, d'après Hofmeister) (25), plus soluble quand la substance est impure, peu soluble dans l'alcool méthylique, ce qui permet de le séparer de l'isoleucine et de la valine (Ehrlich et Wendel) (21). Les solutions de leucine

sont colorées en bleu par la solution de sulfate de cuivre, en rouge par celle de perchlorure de fer, mais les colorations ne sont pas intenses. En solution alcaline, la leucine dissout l'oxyde cuivrique, mais ne le réduit pas à chaud. — Le *sel d'argent* est en aiguilles peu solubles. — Les sels de *mercure* ne donnent un précipité blanc avec les solutions de leucine qu'en présence d'un peu de carbonate de sodium. — Le *chloroplatinate* $(C^6H^{13}NO^2)^2H^2PtCl^6$ est un précipité jaune cristallin qui se forme quand on mélange une solution de chlorure de platine à une solution chlorhydrique concentrée de leucine (26). — L'*acide phosphotungstique* ne précipite pas la leucine en présence d'un excès d'acide chlorhydrique ou d'un excès du réactif; cependant Levenne et Beatty (27) rapportent que 1 centimètre cube d'une solution d'acide phosphotungstique à 1 p. 4, ajoutée à 3 centimètres cubes d'une solution de leucine à 10 p. 100, précipite à l'état huileux 56,4 p. 100 de l'acide aminé. La précipitation n'a donc lieu qu'en solution très concentrée, conditions que les liquides physiologiques ne remplissent jamais pour la leucine. — Le *chlorhydrate* de la *l*-leucine est une masse cristalline blanche (Röhmann) (28). — La *l-leucine éthylique* est un liquide à odeur désagréable, bouillant sous 11 millimètres à 83°,5 (E. Fischer) (29). Son *chlorhydrate* est cristallisé, et fond à 134° (Röhmann) (28), — La *benzoyl-l-leucine* est en cristaux fondant à 105°-107°) (corr.) E. Fischer) (15). — La *benzène-sulfo-l-leucine* forme des aiguilles fusibles à 119°-120° (corr.) (E. Fischer) (19). — La β-*naphtalène-sulfo-l-leucine* est en prismes allongés, minces, fusibles à 60°-67°, solubles dans 400 p. d'eau bouillante. On la prépare d'après la méthode de E. Fischer et Bergell (30). — La *formyl-l-leucine* est en cristaux fondant à 139°-142° (E. Fischer et Warburg (15). — La combinaison avec l'*isocyanate de naphthyle* est en prismes peu solubles, fondant à 163°,5 (Neuberg et Manasse) (31). — La *carbimide de la l-leucine éthylique* ou *acide α-uramido-isobutylacétique* est liquide, et bout sous 18 millimètres à 128°-130°, et par l'action de NH^3 sur cette imide et saponification ultérieure, on obtient l'*acide l-leucine hydantoïque* ou *acide α-uramido-isobutylacétique* $(CH^3)^2 = CH - CH^2 - CH(NH - CO - NH^2) - COOH$, en aiguilles fusibles à 200°-210°, à 205° d'après Lippich. Ce corps se forme aussi par fusion de la leucine avec l'urée (Hugounenq et Morel) (32), ou plus simplement par ébullition de la leucine et de l'urée avec un excès d'eau de baryte (voy. plus loin) (Lippich). Cet acide, très peu soluble dans l'eau (1 p. 1700 à 20°), se déshydrate facilement par chauffage au delà de 150° (Hugounenq et Morel) (32), ou plus simplement par ébullition avec de l'acide sulfurique N/4 (Lippich) (33), et donne l'*hydantoïne de la leucine*, ou *isobutyl-hydantoïne*

$$(CH^3)^2 = CH - CH^2 - CH(CO) - NH - CO - NH$$
$$\quad\quad\quad\quad\quad\quad\quad\quad\quad |______________|$$

corps cristallisé en grandes écailles, brillantes que l'éther abandonne en belles aiguilles fusibles à 212°. Signalons aussi la *leucine-tyrosine-urée*, composé analogue aux *polypeptides* de E. Fischer (voy. ce mot) (Hugounenq et Morel) (32). — Oxydée par l'eau oxygénée, la leucine donne de l'isovaléraldéhyde, de l'acide isovalérique, de l'acétone, de l'ammoniaque, et probablement de l'acide isobutyrique (Dakin (34).

Voici maintenant comment se comporte la leucine vis-à-vis des réactifs généralement employés dans l'étude de l'urine, où la question de la recherche de la leucine se pose souvent. La leucine est précipitée par l'acétate de plomb et l'ammoniaque (séparation de la valine d'après Levenne et Jacobs) (35). L'action de divers sels, de l'acide phosphotungstique a déjà été indiquée plus haut. Chauffée avec de l'acide phosphorique à 150°, elle n'est pas attaquée et, à la même température, la solution alcaline de chlorure de baryum n'en sépare que des traces de CO^2, constatation intéressante au point de vue du dosage de l'urée par hydrolyse dans ces conditions. Dans le procédé de dosage de l'urée d'après Mörner et Sjœqvist, un peu de leucine passe dans le filtrat éthéro-alcoolique. En présence de l'acide azoteux, elle abandonne à froid tout son azote (Schultze et Likiernik (36).

Enfin les réactions à l'aide desquelles on peut caractériser la leucine sont les suivantes, citées en partie d'après Ellinger (37).

Quand on évapore de la leucine pure sur une lame de platine avec un peu d'acide sulfurique, il reste un résidu à peine visible. Si l'on additionne ce résidu de quelques gouttes de soude et si l'on chauffe, la leucine ainsi traitée se dissout en donnant un

liquide limpide comme de l'eau, ou plus ou moins coloré, selon la pureté du produit. Si cette solution est ensuite concentrée au-dessus de la lampe à gaz, le liquide restant se ramasse, à un moment donné, en une goutte huileuse, qui n'adhère plus à la lame de platine, sur laquelle elle roule et se déplace. Ce phénomène, très caractéristique, se produit même avec de la leucine incomplètement purifiée (Scherer). Une solution aqueuse de leucine, additionnée d'une trace de quinone solide et d'une goutte d'une solution de carbonate de sodium, donne une forte coloration violette. Cette réaction se produit aussi avec d'autres acides aminés et avec les protéiques (Wurster) (38). — La leucine ne donne pas, avec le furfurol et l'acide sulfurique concentré, la coloration rosée que l'on obtient avec la tyrosine. — Avec le réactif de Frœhde (acide sulfomolybdique), avec le chlorure d'or et l'acide formique (réactif d'Axenfeld), la leucine se colore en bleu, réaction qu'elle partage avec diverses autres substances (Pickering) (39). — La leucine réduit à chaud le nitrate mercureux à l'état de mercure métallique (Hofmeister). — Un très bon caractère de la leucine, c'est sa transformation en son acide hydantoïque. On chauffe la leucine avec deux à trois fois son poids d'urée et un peu d'eau de baryte dans un ballon ouvert, jusqu'à disparition de l'odeur d'ammoniaque. On filtre ensuite, on lave le filtre avec de l'eau, et on concentre au bain-marie; puis le liquide, filtré à nouveau, s'il y a lieu, est acidifié avec précaution par de l'acide acétique. L'acide *l*-leucine hydantoïque se précipite à l'état cristallisé. Il est très peu soluble dans l'eau, facilement soluble dans les alcalis, soluble dans l'alcool, insoluble dans l'éther. L'alcool l'abandonne en longues aiguilles, qui fondent avec dégagement de gaz à 205° (Lippich) (40). On peut caractériser ainsi 1 centigramme de leucine.

Physiologie. — Comme la leucine est un constituant de tous les protéiques et que dans certaines albumines elle fait plus du quart du poids de la molécule, l'histoire de ses destinées dans l'organisme représente une partie importante de l'étude de la dégradation ou de la synthèse des protéiques. Dans cette étude, on rencontre d'abord la leucine dans le contenu intestinal avec les autres acides aminés, constituants des protéiques (Kutscher et Seemann; K. Glaessner) (41,42). On ignore ce que devient cet acide aminé après, ou peut-être même déjà pendant son absorption par la paroi intestinale. Sert-elle dans la paroi intestinale même à la reconstitution de protéiques nouveaux, propres à l'espèce considérée, ou bien cette reconstruction n'a-t-elle lieu que plus loin, au niveau des tissus? C'est tout le problème, non encore résolu, de l'assimilation des protéiques qui se présente ici et que nous n'avons pas à étudier dans cet article. Plus loin on voit reparaître la leucine dans les tissus, et ici vraisemblablement comme produit de la dégradation des protéiques par le fait du travail des tissus. La leucine, à la vérité, n'a été saisie dans les tissus normaux que tout à fait exceptionnellement (voy. au début de cet article), sans doute parce qu'elle représente un produit intermédiaire, que le travail de dégradation conduit aussitôt plus loin. Le chien et le lapin détruisent, en effet, la leucine qu'on introduit dans leur organisme, et ici il est intéressant de constater que la leucine dextrogyre, non naturelle (voy. plus haut), n'est pas détruite, et que si l'on fait ingérer la racémique (*dl*-leucine), le composant gauche seul est complètement détruit chez le lapin (Wohlgemuth; Abderhalden et Samuely) (43-44). On ne peut donc que soupçonner une production régulière de leucine dans les tissus au cours de la dégradation normale des protéiques, mais on saisit ce corps dans le sang et dans l'urine au cours de l'atrophie jaune aiguë (jusqu'à 3 gr. 2 par litre de sang dans un cas rapporté par C. Neuberg et P. E. Richter (45) et dans d'autres cas pathologiques cités au début de cet article. Aussi admet-on, en général, que la leucine constitue, avec les autres acides aminés des protéiques, la première étape de la simplification de ces matériaux.

Il est probable que la leucine subit ensuite, comme les autres acides aminés, une désamination, avec production intermédiaire de l'acide α-ictonique correspondant, puis de l'acide renfermant un atome de carbone de moins, ici l'acide isovaléranique (O. Neubauer) (46). Quant à l'ammoniaque ainsi libérée, elle sert à la production de l'urée. Du moins Abderhalden et Babkin (47) ont vu que la leucyl-leucine est complètement brûlée chez le chien et que l'azote de ce dipeptide apparaît dans l'urine à l'état d'urée. Mais que devient le reste non azoté de la molécule? Ici deux hypothèses se présentent, qui d'ailleurs ne s'excluent pas l'une l'autre. En premier lieu, l'acide gras, produit de la désamination, continuerait à descendre l'échelle de la dégradation orga-

nique, et ici se pose la question de savoir si la leucine est un producteur de corps acétoniques. De fait, la leucine, passant en circulation artificielle à travers le foie détaché de l'animal, fournit au sang efférent de notables quantités d'acétone (C. von Noorden et H. Embden) (48), surtout quand on fait durer le courant assez longtemps (H. Embden) (49), et comme l'acide *l*-leucique, l'isoamylamine, et l'isovaléraldéhyde se sont montrés dans la même expérience comme étant aussi des producteurs énergiques d'acétone, il est possible que ces corps soient des produits intermédiaires conduisant de la leucine aux corps acétoniques (F. Sachs) (50). D'autre part, l'ingestion de 33 grammes de leucine a provoqué, chez un diabétique de Baer et Blum, l'excrétion d'un surplus de 13 grammes d'acide β-oxybutyrique (51). Il est possible, en second lieu, que le reste désaminé de la molécule de la leucine serve à la construction d'autres produits et notamment à celle du glucose. Il est vrai que l'on se heurte ici à cette difficulté que la chaîne carbonée de la leucine est bifurquée, tandis que celle du glucose est linéaire, mais la facilité avec laquelle la saccharine, corps à chaîne bifurquée, sort du sucre, montre que la valeur de cette objection n'est pas bien grande. Toutefois une production de glucose à partir de la leucine, par exemple chez le chien phloriziné (Halsey) (52) ou une accumulation de glycogène dans le foie après ingestion de leucine chez le lapin (O. Simon) (52 *bis*) ne sont pas démontrées, en sorte que cette question, qui est une partie du grand problème de la production du glucose à partir des protéiques, reste encore ouverte.

Il est intéressant de rappeler ici comment la levure de bière traite la leucine (et l'isoleucine) dans ses opérations nutritives. On sait que dans la fermentation alcoolique on voit apparaître, à côté de l'alcool éthylique, des alcools supérieurs (« huiles de füsel »), et notamment l'alcool iso-amylique (inactif), l'alcool amylique actif et l'alcool isobutylique. Ces produits, que pendant longtemps on a rapportés à l'action de ferments parasites sur le sucre, sortent en réalité respectivement de la leucine, de l'isoleucine et de la valine par le procédé de la désamination combiné à celui de la décarboxylation. C'est ce qu'expriment les équations ci-après, bornées à la leucine et à l'isoleucine (F. Ehrlich) (53) :

$$\underset{\text{Leucine}}{{\scriptstyle\begin{matrix}CH^3\\CH^3\end{matrix}}\!\!>CH - CH^2 - CH.NH^2 - CO^2H} + H^2O = NH^3 + CO^2 + \underset{\text{Alcool isoamylique (inactif).}}{{\scriptstyle\begin{matrix}CH^3\\CH^3\end{matrix}}\!\!>CH - CH^2 - CH^2OH}$$

$$\underset{\text{Isoleucine.}}{{\scriptstyle\begin{matrix}CH^3\\C^2H^5\end{matrix}}\!\!>CH - CH.NH^2 - CO^2H} + H^2O = NH^3 + CO^2 + \underset{\text{Alcool amylique (actif).}}{{\scriptstyle\begin{matrix}CH^3\\C^2H^5\end{matrix}}\!\!>CH - CH^2OH}$$

La levure opère la désamination de ces acides aminés pour se procurer l'aliment azoté qui lui est nécessaire, car si on lui fournit des sels ammoniacaux, la quantité d'huile de füsel produite est beaucoup moins grande (F. Ehrlich) (54), et cette action a été constatée aussi dans des opérations industrielles (Pringsheim) (55).

Leucine droite. — On obtient la leucine droite en dédoublant la leucine racémique au moyen du *Penicillium glaucum* qui consomme le produit gauche (Schulze et Bosshard) (4), ou bien en passant par le *dérivé benzoylé* et le sel de cinchonine ou mieux par le *dérivé formylé* et le sel de brucine. Le sel de la forme droite cristallise d'abord (E. Fischer, E. Fischer et O. Warburg) (15). Son *éther éthylique* n'est pas dédoublé par le suc pancréatique du chien (O. Warburg) (56) Elle dévie à gauche en solution chlorhydrique ($[\alpha]_D^{20^\circ}$ = — 16°,91 pour une solution à 4,73 p. 100 dans HCl à 21 p. 100), de même que la formule gauche dévie à droite, quand elle est en dissolution dans le même acide (E. Fischer).

Leucine racémique. — On l'obtient en racémisant la leucine gauche par chauffage avec de l'eau de baryte à 150° (Schulze et Barbieri ; Schulze et Bosshard) (4), ou par synthèse en saponifiant le cyanhydrate de l'isovatéraldéhydate d'ammoniaque (Schulze et Likiernik) (57) et en terminant l'opération d'après E. Fischer (15). Mais cette synthèse ne donne pas toute la sécurité désirable, car l'aldéhyde isovalérique employée n'est pas sûrement un individu chimique unique. Au contraire, le produit de synthèse obtenu par Bouveault et Locquin à partir de l'éther α-oximino-isobutylacétique que l'on

réduit par l'amalgame d'aluminium donne toute sécurité à cet égard (50). Ce sont des paillettes brillantes, fusibles à 290° (Bouveault et Locquin) à 293-295°; en tube capillaire (E. Fiscrer). Voyez pour l'*éther éthylique*, pour les *dérivés acétylé, benzoylé, sulfobenzénique, sulfonaphtalénique* E. Fischer (18) et Bouveault et Locquin (50) pour le *dérivé formylé* E. Fischer et Warburg (15); pour la combinaison avec l'*isocyanate de phényle*, E. Fischer (15).

Isoleucine droite. — On a donné au début de cet article la formule de structure de ce corps. On l'a trouvé jusqu'à présent dans les mélasses de sucrerie et, à côté de la leucine, dans un grand nombre de protéiques (fibrine du sang, ovalbumine, gluten, caséine, édestine) (F. Ehrlich; Levenne et van Slike) (7, 21).

La *synthèse* a été faite par Ehrlich (8) en partant de l'alcool amylique actif, qu'il a transformé en cyanhydrate du valéraldéhydate d'ammoniaque. Ce corps, saponifié, a donné un mélange de *d*-isoleucine et de son stéréo-isomère, la *d-allo-iso-isoleucine*. Puis Bouveault et Locquin (9) ont fait la synthèse de l'isoleucine racémique en réduisant par le zinc et l'acide chlorhydrique l'α-oximino-méthyléthylacétate d'éthyle et en saponifiant le produit obtenu. Enfin Locquin (9) a dédoublé ce racémique par le procédé de Fischer et Warburg (15) en *d*-isoleucine droite, identique à l'isoleucine naturelle et en *l*-isoleucine.

Ces deux isoleucines sont en petites paillettes brillantes, à saveur fade, légèrement amère, fondant avec sublimation à 280-290°. Pour la *d*-isoleucine on a $[\alpha]_D^{20°} = +11°,29$ pour 0 gr. 6233 de substance dans 20 gr. 2381 de solution aqueuse, et pour la *l*-isoleucine $[\alpha]_D^{20°} = -10°,35$, pour 0 gr. 6900 de substance dans 22 gr. 2025 de solution aqueuse (Locquin). Chauffée, la *d*-isoleucine se décompose, comme la leucine naturelle, en CO^2 et en *d*-amylamine, et en partie, par perte d'eau et union de 2 molécules, en *d-isoleucinimide*. On a dit, à propos de la physiologie de la leucine, comment la levure traite la molécule de l'isoleucine naturelle.

Allo-isoleucines. — On a vu que, quand on prépare la *d*-isoleucine d'après Ehrlich, on l'obtient toujours mélangée de *d*-allo-isoleucine. On obtient le même mélange, quand on isomérise la *d*-leucine en *d*-allo-isoleucine par chauffage avec de l'eau de baryte à 180 (46). Mais ces deux produits peuvent être séparés par l'action de la levure de bière qui transforme la *d*-isoleucine en alcool *d*-amylique, et qui laisse intacte l'allo-isoleucine.

L'étude des allo-isoleucines est encore très incomplète.

E. LAMBLING

Bibliographie. — **1.** Proust (*A. C.*, (2), x, 40. — **2.** Braconnot (*Ibid.*, xiii, 119). — **3.** Hüfner (*Journ. prakt. Ch. N. F.*, i, 6, 1870). — **4.** Schulze et Likiernik (*D. chem. G.*, xxiv, 669, 1891). — Schulze et Barbieri (*Z. P. C.*, ix, 108, 1886). — Schulze et Bosshard (*Ibid.*, x, 135, 1887). — **5.** E. Fischer (*D. chem.*, *G.*, xxxiii, 2370, 1900). — **6.** E. Fischer et Hagenbach (*Ibid.*, xxxiv, 370, 1901). — **7.** F. Ehrlich (*Z. d. Vereins d. d. Zuckerindustrie*, 1904, 975 et *D. chem. G.*, xxxvii, 1809, 1904). — **8.** F. Ehrlich (*Chem. Centralbl.*, 1905, 2e part., 156 et *D. chem. G.*, xl, 2543, 1907). — **9.** Bouveault et R. Locquin (*B. S. C.*, (3), xxxv, 965, 1906). — **9** *bis*. R. Locquin (*B. S. C.*, (4), i, 595 *et* 601, 1907). — **9** *ter*. E. Abderhalden et A. Weil (*Z. P. C.*, lxxxiv, 39, 1913). — **10.** E. Abderhalden (*Lehrb. d. physiol. Chem.*, 2e éd., Berlin, 1909, p. 233-243 (Bibliographie). — **10** *bis*. Géza Zemplén (in : E. Abderhalden, *Biochem. Handlexikon*, iv, (2), 543). — **10** *ter*. Suzuki et Joshimara (*Z. P. C.*, lxiii, 1, 1909). — **11.** Frerichs, Schultzen et Riess, cités d'après C. von Noorden (*Lehrb. d. Path. d. Stoffwechsels*, 2e éd., Berlin, 1906-1907, i, 810, 816; ii, 740 (Bibliographie). — **12.** (*Ibid.*, i, 799). — **13.** Abderhalden et Schittenhelm (*Z. P. C.*, xlv, 468, 1905). — **14.** C. von Noorden (*op. cit.*, i, 771). — **15.** E. Fischer (*D. chem. G.*, xxxiii, 2370, 1900). — E. Fischer et O. Warburg (*Ibid.*, xxxviii, 3997, 1905). — **16.** Röhmann (*Ibid.*, xxx, 1978, 1897). — **18.** E. Fischer (*Z. P. C.*, xxxiii, 151, 1901). — **19.** E. Fischer (*D. chem. G.*, xxxiv, 447, 1901). — **19** *bis*. F. Ehrlich (*D. chem. G.*, xxxvii, 1809, 1904). — **17.** Hugounenq et Morel (*Journ. de Chimie et de Pharmacie*, xxviii, 486, 1908). — **21.** F. Ehrlich et A. Wendel (*Biochem. Zeitschr.*, viii, 399, 1908). — **21** *bis*. J. Habermann et R. Ehren-

feld (*Z. P. C.*, xxxvii, 18, 1903). — E. Schulze (*Ibid.*, ix, 74, 1885). — P.-A. Levenne et D.-D. van Slyke (*Biochem. Zeitschr.*, xiii, 440, 1908). — **20.** Levenne et Van Slyke (*Journ. of biol. Chem.*, vi, 391, 1909). — **22.** Engel et Vilmain (*B. S. C.*, xxiv, 279, 1875). — **23.** Berthelot et André (*Ibid.*, (3), iv, 226, 1890). — **24.** E. Fischer et Wrede (*Chem. Centralbl.*, 1904, 2e part., 1548). — **25.** Hofmeister (*Ann. d. Chem.*, clxxxix, 16, 1877). — **26.** E. O. von Lippmann (*D. chem. G.*, xvii, 2837, 1884). — **27.** Levenne et Beatty (*Z. P. C.*, xlvii, 149, 1906). — **28.** Röhmann (*D. chem. G.*, xxx, 1980, 1897). — **29.** E. Fischer (*Ibid.*, xxxiv, 445, 1901). — **30.** E. Fischer et P. Bergell (*Ibid.*, xxxv, 3779, 1902). — **31.** Neuberg et Manasse (*Ibid.*, xxxviii, 2359, 1905). — **32.** Hugounenq et Morel (*C. R.*, cxl, 505 et 140, 1905 et *B. S. C.*, (3), xxxv, 469). — **33.** Lippich (*D. chem. G.*, xli, 2963 et 2972, 1908). — **34.** Dakin (*Journ. biol. Chem.*, iv, 63, 1908). — **35.** Levenne et Jacobs (*Biochem. Zeitschr.*, ix, 231, 1908). — **36.** Schulze et Likiernik (*Z. P. C.*, xvii, 513, 1893). — **37.** Ellinger (*in Analyse des Harns*, 11e éd. du traité de Neubauer-Huppert, Wiesbaden, 1910, 1re partie, 603). — **38.** Wurster (*C. P.*, ii, 590, 1888). — **39.** Pickering (*J. of Physiol.*, (xiv, 373 et 376, 1893). — **40.** Lippich (*Biochem. Zeitschr.*, i, 380, 1906). — **41.** Kutscher et Seemann (*Z. P. C.*, xxxiv, 528 et xxxv, 432, 1902). — **42.** K. Glaessner (*Zeitschr. f. klin. Med.*, lii, 361). — **43.** Wohlgemuth (*D. chem. G.*, xxxviii, 2064). — **44.** Abderhalden et Samuely (*Z. P. C.*, xlvii, 346, 1906). — **45.** C. Neuberg et P. F. Richter (*D. med. Wochensch.*, 1904, 499). — **46.** O. Neubauer (in Abderhalden, *Biochem. Handlexikon*, iv, (2), 368 et E. Lambling, *Rev. gén. des Sciences*, 30 août 1912). — **47.** Abderhalden et Babkin (*Z. P. C.*, xlvii, 391, 1906). — **48.** G. von Noorden et G. Embden (*Maly's Jahresb.*, xxxvi, 625, 1906). — **49.** G. Embden (*Beitr. chem. Physiol. u. Pathol.*, xi, 348, 1908). — **50.** F. Sachs (*Biochem. Zeitschr.*, xxvii, 27, 1910). — **51.** Baer et Blum (*A. P. P.*, lv, 89 et lvi, 92, 1906). — **52.** Halsey (*Am. Journ. of Physiol.*, 1904, 229). — **52 *bis*.** O. Simon (*Z. P. C.*, xxxv. 315, 1902). — **53.** F. Ehrlich (*Chem. Centralbl.*, 1905, 2e vol., 156); — **54.** F. Ehrlich (*D. chem. G.*, xl, 1027, 1907). — **55.** Pringsheim (*Biochem. Zeitschr.*, x, 490, 1908). — **56.** O. Warburg (*Z. P. C.*, xlviii, 205, 1906). — **57.** Schulze et Likiernik (*Z. P. C.*, xvii, 513, 1893). — **58.** Bouvault et Locquin (*B. S. C.*, (3) xxxi, 1180, 1904).

LEUCOCYTES.

— **SOMMAIRE. — I. TECHNIQUE. — II. HISTORIQUE. — III. STRUCTURE DES LEUCOCYTES.** A) **Caractères généraux des leucocytes.** — B) **Leucocytes hyalins.** — *a*) Lymphocytes. — *b*) Mononucléaires. — C) **Leucocytes granuleux. — Caractères généraux.** — *a*) Acidophiles. — *b*) Basophiles. — *c*) Neutrophiles. — *d*) Amphophiles. — D) **Action de quelques agents sur les leucocytes.** — E) **Les leucocytes dans la série. — IV. NUMÉRATION DES GLOBULES BLANCS EN GÉNÉRAL ET DES DIVERSES ESPÈCES DE GLOBULES BLANCS. APPLICATIONS. — Leucocytoses :** Hyperleucocytoses totales. — Hypoleucocytoses totales. Hyperleucocytoses partielles ou associées : Lymphocytose, Mononucléose, Neutrophilie, Acidophilie, Basophilie. — Hypoleucocytoses partielles ou associées. — **V. BIOLOGIE DU LEUCOCYTE.** — A) **Sécrétion.** — B) **Excrétion.** — C) **Mouvement.** — *a*) Le mouvement amiboïde. — *b*) La diapédèse. — *c*) La phagocytose. — D) **Rôle dans les Transsudats, les Exsudats, la formation du pus et la cicatrisation. — VI. ORIGINE ET DESTINÉES DES LEUCOCYTES** — A) **Origine. — Conceptions unicistes et dualistes. — Les organes leucopoiétiques.** — B) **Multiplication des leucocytes.** — C) **Destinées des leucocytes.**

I. — TECHNIQUE.

Synonymie : globules blancs du sang, globules de la lymphe, globules de mucus, globules de pus, globules blancs.

Lorsque, à l'exemple de Malpighi, on examine au microscope le sang qui circule dans les vaisseaux d'une membrane mince telle que l'épiploon, on constate, en suspension dans le plasma sanguin, de petits éléments que Malpighi (1665) regarda comme des globules graisseux. Ces éléments, on les observe aisément en étalant une goutte de sang entre lame et lamelle, et en tubant à la paraffine la préparation obtenue de la sorte. Les uns sont très nombreux, discoïdes, de même taille, d'un jaune pâle : ce sont les globules rouges. Les autres sont rares, sphériques, plus ou moins volumineux, incolores et à reflet grisâtre. Ce sont les leucocytes, ou globules blancs.

Mais l'examen du sang circulant donne peu de renseignements : les globules sanguins sont trop mobiles pour se prêter à un examen prolongé, et les objectifs puissants sont inutilisables en pareille circonstance.

L'étude du sang frais entre lame et lamelle ne peut être prolongée au delà d'un temps assez court, en raison des altérations dont les globules sanguins sont bientôt le siège.

Aussi emploie-t-on de préférence une méthode d'examen préconisée, dès 1821, par Prévost et Dumas. On étale le sang à examiner, et on le dessèche rapidement. Ehrlich recommande la fixation par la chaleur à 120° et l'usage de teintures dont il a fixé les formules. Toute brutale qu'elle soit, cette méthode est celle qu'on a le plus généralement employée pour faire l'étude des éléments figurés du sang, et des globules blancs en particulier.

La méthode de choix pour l'examen du sang consiste à étaler le sang sur une lame et à traiter la gouttelette par les fixateurs (liqueur de Flemming, etc.) et les colorants employés pour les autres tissus.

Les leucocytes s'étudient aisément dans les petits vaisseaux et dans les tissus préalablement fixés par les méthodes usuelles et colorés par les teintures appropriées.

II. — HISTORIQUE.

Classification. — C'est à Leuwenhœk (1722) qu'est due la découverte des globules blancs de la lymphe; Hewson (1770) observa les leucocytes du sang; Della Torre (1776) retrouva dans le chyle ces éléments, que J. Müller (1834) étudia soigneusement, et c'est Recklinghausen qui, le premier, signala leur présence dans le tissu conjonctif.

Mais on ne tarda pas à s'apercevoir que les leucocytes sont de types variés, et on les a répartis en une série de groupes.

Virchow (1845-1846) connait déjà les lymphocytes et les leucocytes, ceux-ci très petits, ceux-là relativement volumineux. W. Jones (1846) distingue les leucocytes homogènes et les leucocytes granuleux. Mais Schultze (1865) parle de lymphocytes petits et gros, de leucocytes unis et multinucléés, de leucocytes granuleux (leucocytes à granulations de Semmer). La classification d'Hayem est calquée sur celle de Max Schultze. Il distingue les leucocytes de la première variété (lymphocytes), de la seconde (leucocytes), et de la troisième (leucocytes granuleux) variété.

Lowit rapporte les leucocytes à deux types : les uns sont petits, les autres sont volumineux; et, selon l'état du noyau, on distingue dans ces derniers des leucocytes à noyau polymorphe, des leucocytes à noyaux multiples.

Plus tard, Ehrlich (1878-1891), par l'emploi des couleurs d'aniline, a opposé les leucocytes hyalins et les leucocytes granuleux, qu'il répartit en une série de types; et Denys contribue à confirmer cette classification, en disant que les leucocytes hyalins et granuleux reconnaissent une origine différente.

Le nom de leucocytes est dû à Ch. Robin (1858).

III. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES LEUCOCYTES.

A. Structure des leucocytes. — A) Dans le sang circulant les leucocytes sont des éléments globuleux, incolores, à reflet grisâtre ou argentin. Ils sont sphériques, quand ils occupent le centre du vaisseau, et irréguliers, lorsqu'ils s'appliquent contre la paroi vasculaire, où ils paraissent se fixer parfois, ou lorsqu'ils s'accumulent contre cette paroi, quand le courant sanguin se ralentit. Leur noyau n'est visible que sur les leucocytes hyalins (axolotl, grenouille), et surtout quand les leucocytes s'étalent à la façon d'une membrane.

B) Dans les préparations de sang fixé et coloré, il est facile de s'assurer que les leucocytes sont des cellules, c'est-à-dire des filaments formés par une masse cytoplasmique, individualisée par un noyau.

Le noyau est sphérique ou polymorphe (noyau contourné, en boudin, moniliforme) et ce polymorphisme serait en rapport avec l'état d'activité du noyau. Il est simple ou multiple (leucocytes du triton), très apparent sur les globules de pus frais, qui sont, pour la plupart, des leucocytes morts, et sur tous les leucocytes colorés et fixés par les

méthodes usuelles. La chromatine s'y montre disposée en réseau, ou répartie sous forme de granules ; et le noyau, limité par une membrane nucléaire, est porteur de un ou deux nucléoles vrais ou faux.

Le corps cellulaire des leucocytes paraît nu, et plus ou moins développé, selon les leucocytes considérés. A faible grossissement, il semble homogène et transparent comme du verre; à fort grossissement, il est de structure réticulée. Schæfer prétend même que le cytoplasme est réticulé au pourtour du noyau, et homogène partout ailleurs.

Les leucocytes sont pourvus d'un centre cellulaire. M. Heidenhain (1892) l'a découvert dans les leucocytes de la paroi intestinale de la salamandre. Il est constitué par un corpuscule central ou par une paire de corpuscules centraux réunis par une sorte de petit fuseau et par une masse de protoplasma homogène (sphère), d'où rayonne une série de filaments (aster), qui s'étendent parfois jusqu'à l'extrême périphérie de la cellule. M. Heidenhain a retrouvé le centre cellulaire dans les leucocytes contenus dans les crachats d'un malade atteint de pneumonie.

Les cellules de la lymphe péritonéale sont vraisemblablement des leucocytes d'aspect variable, suivant leur âge.

Leur cytoplasma comprend une partie centrale, criblée de vacuoles remplies d'un liquide et d'un grain albuminoïde et une portion périphérique homogènes. Autour du noyau, il existe soit des grains, soit des bâtonnets, soit des filaments disposés en réseau autour du noyau, selon que la cellule est plus ou moins évoluée. Renaut et Dubreuil rapprochent cet appareil filaire des chondriomites de Benda.

Il existerait aussi dans les leucocytes des mitochondries. Benda (1899) les décrit sur les leucocytes polynucléaires d'un polype nasal, comme disposées par petits amas. A l'étude de ces formations, F. Meves vient (1910) de consacrer un mémoire. Elles sont irrégulièrement réparties sous forme de graines et de bâtonnets et peuvent revêtir le même aspect dans une même cellule. On les observe chez la salamandre sur les lymphocytes, sur les leucocytes de la couche lymphoïde du foie, sur les mononucléaires, sur les leucocytes à noyaux polymorphes et chez les Mammifères, tels que le lapin, il existe aussi des mitochondries, par exemple, les leucocytes constituent les centres germinatifs des ganglions mésentériques. Les granules décrits autrefois par Altmann (1895) et Schridde (1905) doivent être considérées comme des mitochondries.

Enfin, on décrit encore dans les leucocytes : 1°) les corpuscules de Kurloff, encore très mal connus; 2°) les corpuscules de Césaris Demet, ou corpuscules de Ferrata (1909) qui s'observent sur les mononucléaires de l'homme et des mammifères (Cobaye) et font défaut pendant la vie fœtale. Ces corpuscules se colorent en rouge violet par la teinture de Leishmann (Lanfranchini, 1909); de nombre et de volume variables, ils rappellent par leur aspect des plasmosomes et seraient l'indice de l'activité fonctionnelle du leucocyte. Leur étude nécessite de nouvelles recherches.

B. Leucocytes hyalins. — Les leucocytes hyalins sont essentiellement caractérisés par ce fait que leur protoplasma est transparent et dépourvu de granulations. De plus, leur noyau est unique et de forme arrondie.

On distingue deux types de leucocytes hyalins : les lymphocytes et les leucocytes mononucléaires.

a) **Lymphocytes.** — Synonymie : petits mononucléaires, leucocytes de la première variété, globulins de quelques auteurs, leucocytes d'origine, leucocytes primaires. Les *lymphocytes* sont de petits éléments globuleux dont le diamètre (5 à 8 μ) dépasse à peine celui des hématies. Ils sont presque entièrement formés par un noyau relativement énorme et par une mince enveloppe cytoplasmique, parfois rassemblée en calotte à l'un des pôles du noyau. Le noyau est régulièrement arrondi, et de siège central. Il est souvent pourvu d'un ou de deux nucléoles et d'un réseau chromatique serré. Le corps cellulaire très réduit a jadis été nié (noyaux libres de Robin) : il est difficile à voir. Il est franchement basophile et se colore plus énergiquement que le noyau par le bleu de méthylène. Il serait de structure réticulée.

Les lymphocytes sont très abondants dans le tissu réticulé (rate, ganglions, follicules clos) et, dans le canal thoracique du lapin, ils constituent la totalité de la lymphe que draine ce canal.

b) **Leucocytes mononucléaires.** — Synonymie : grands mononucléaires, petite forme de la deuxième variété. Les leucocytes mononucléaires sont de taille relativement considérable ; dans le sang, ils sont deux ou trois fois plus gros qu'un lymphocyte (15 à 17 μ), et dans les tissus, quand ils s'étalent en membrane, leur diamètre atteint 40 μ.

Leur noyau rond ou ovale est volumineux, d'aspect clair et vésiculeux et souvent de siège excentrique. La chromatine y est rare et certains auteurs y décrivent un ou deux nucléoles vrais que nient d'autres observateurs.

Le cytoplasme est abondant, homogène ou alvéolaire. Comme le noyau, mais moins énergiquement que lui, il se colore par les teintures basiques, quand le leucocyte est dans l'intérieur des vaisseaux sanguins ; mais les réactions du corps cellulaire sont variables quand le leucocyte siège dans l'épaisseur des tissus.

c. **Leucocytes granuleux.** — Les leucocytes granuleux sont essentiellement caractérisés par ce fait que leur cytoplasme est bourré de grains. On a beaucoup discuté sur ces grains. On a dit que c'étaient des produits absorbés par le leucocyte (myéline, hémoglobine, hémaloïdine) ; on a prétendu que c'étaient des produits élaborés ou transportés par la cellule (glycogène, graisse) ; on a soutenu qu'il s'agissait de résidus de l'absorption cellulaire (noyaux, microbes) ou de produits de dégénérescence. — On est à peu près d'accord aujourd'hui pour dire que ces grains sont de nature albuminoïde ; ils sont très résistants à l'action des réactifs, comme les tablettes vitellines qui surchargent le protoplasma de certains œufs ; ils sont visibles sur les éléments frais, en pleine activité ; on les observe aussi bien sur les cellules quiescentes que sur les éléments en voie de division.

Enfin, ces grains examinés à l'ultra-microscope (Davis, 1904) sont mobiles dans le cytoplasme, surtout quand le leucocyte émet des pseudopodes. Arrondis chez les Mammifères, ils affectent parfois la forme d'une aiguille (Oiseaux, Batraciens).

Les leucocytes granuleux sont encore caractérisés par leur noyau unique et parfois multiple. Ce noyau est parfois d'un remarquable polymorphisme ; il porte des lobes et des incisures, des parties renflées et des parties grêles, il se replie sur lui-même de mille façons, et simule parfois des lettres telles que l'S, l'O, l'U, le Z, l'Y, l'E.

Mais les leucocytes granuleux ne sont pas tous identiques les uns aux autres. Ehrlich, en les fixant par la chaleur, et en faisant agir sur eux des teintures en solution glycérinée, a pu les classer en leucocytes acidophiles, basophiles et neutrophiles, selon que les granulations fixent les couleurs acides, basiques ou neutres.

Il importe de rappeler ici que Ehrlich classe les couleurs d'aniline en trois groupes d'après un caractère conventionnel. Ces couleurs, qui sont des sels, doivent leur propriété tinctoriale soit à l'acide, soit à la base, soit à la fois à l'acide et à la base qui entrent dans la composition du sel. Ainsi, le vert de méthyle en solution dans l'eau acétique est une couleur basique. Sont aussi des couleurs basiques la safrane, le violet de gentiane, le bleu de méthylène, le violet dahlia. Les principales couleurs acides sont l'éosine, l'aurantia, l'orange, le picrate d'ammoniaque, l'induline, la nigrosine. Le picrate de rosaniline qui doit sa couleur à un acide coloré et à une base également colorée est un colorant neutre.

Ehrlich a formulé un mélange (triacide d'Ehrlich : vert de méthyle, fuchsine acide et orange), qui, versé sur une même préparation, colore avec un ton différent les granulations des diverses espèces de leucocytes. On emploie dans le même but le mélange de bleu de méthylène et d'éosine indiqué par Klem.

Bien que le déterminisme des teintures obtenues avec les couleurs d'aniline nous échappe encore, bien que nous ignorions encore si la coloration est un phénomène physique ou résulte d'une réaction chimique, on peut supposer que les différentes colorabilités des grains sont fonctions de propriétés physico-chimiques différentes, que ces grains soient formés de substances différentes ou d'une même substance à des stades différents de son évolution. On se fait l'idée suivante de la constitution de la matière colorante et du processus de la coloration. « Toute couleur d'aniline, dit Prenant, est considérée comme constituée par un groupe colorant caractéristique, le *chromophore* et par un *auxochrome* basique ou acide ; de là, deux groupes de couleurs d'aniline, les couleurs acides et les couleurs basiques, les premières ayant un auxochrome à groupement oxhydrile OH, les autres, un auxochrome à groupement amidé NH. Ces qualificatifs

d'acide et de basique signifient qu'elles possèdent un noyau chromogène à auxochrome, ayant une fonction acide ou basique, noyau dont elles sont les sels. » Ils ne veulent pas dire que la matière colorante a des réactions acides ou basiques.

Ces préliminaires une fois posés, examinons les diverses variétés de leucocytes granuleux.

1° **Leucocytes acidophiles.** — Synonymie : leucocytes éosinophiles, fuchsinophiles, oxyphiles, à granulations. α) Leucocytes de SEMMER (1875). Les leucocytes acidophiles sont des éléments assez rares, d'un diamètre de 9 à 12 μ. Leur noyau est double et parfois triple. Les deux ou trois masses nucléaires sont d'aspect semblable : elles sont isolées ou réunies par un filament des plus ténus. Le cytoplasme est semé de granulations arrondies, très volumineuses, assez clairsemées, qui se colorent électivement par l'éosine en un beau rouge pourpre. Ces granulations, qui sont énormes chez l'âne et le cheval, ont l'aspect de cristalloïdes chez les oiseaux. Elles sont insolubles dans l'eau (ROBIN) et l'alcool au tiers, à l'inverse de l'hémoglobine; elles sont également insolubles dans l'acide acétique.

Ces leucocytes acidophiles sont très abondants chez les poissons, où ils constituent la majorité des leucocytes; ils sont assez nombreux chez le cheval, et beaucoup plus rares chez les autres mammifères. HABERSHEN (1906) pense que les granulations éosinophiles sont peut-être identiques aux granulations iodophiles, qu'on a décrites, à l'état pathologique, dans les leucocytes de l'homme.

2° **Leucocytes basophiles.** — Synonymie : leucocytes à granulations δ, leucocytes métachromatiques, *Mastzellen*).

Rares dans le sang, moins rares dans le tissu conjonctif des diverses organes (testicules, foie, peau, rate, myocarde), les leucocytes basophiles, individualisés par EHRLICH (1877), sont des éléments de 10 à 12 μ, dont le noyau souvent excentrique est globuleux ou réniforme. Le cytoplasme est chargé de granulations assez fines, de taille et de distribution irrégulières. Ces granulations fixent électivement les couleurs basiques comme le bleu de méthylène, le bleu de *Unna*, la thionine, mais présentent ce caractère particulier d'être métachromatiques. Au lieu de se colorer par la thionine, elles se teignent en un rouge plus ou moins violacé. Les granulations δ prennent le grain : elles sont solubles dans l'alcool et l'acide acétique; une fois colorées, elles résistent moins longtemps que le noyau à la décoloration. Elles se colorent avec le rouge neutre et fixent avec métachromasie le bleu de méthylène dilué : ces deux caractères leur sont communs avec la volutine des Protistes (GUILLERMOND et MAIVAS, 1908).

3° **Leucocytes neutrophiles** (Synonymie : leucocytes polynucléaires, grande forme de la 2ᵉ variété de HAYEM, leucocytes à granulations).

Les leucocytes neutrophiles qui représentent les trois quarts des leucocytes du sang ont un diamètre de 12 à 14 μ. Leur noyau est riche en chromatine et partout fort colorable; il présente un aspect très spécial; il a la forme d'un bissac, d'un boudin étranglé par places et replié sur lui-même; il est parfois ramifié et les étranglements qu'il porte sont si grêles qu'ils ont souvent passé inaperçus, d'où le nom de polynucléaires appliqué souvent aux neutrophiles. En réalité le noyau est unique; c'est là la règle; en revanche il est fréquemment fragmenté quand le neutrophile est situé dans un exsudat. Le cytoplasme des neutrophiles est abondant, réfringent, et c'est exceptionnellement, sur le frais, qu'il laisse voir le noyau (triton, axolotl). Il est semé de granulations d'une finesse extrême, qui ne se voient bien que sur les pièces fixées et se colorent en violet dans un mélange de fuchsine acide et de bleu de méthylène.

Les neutrophiles, au dire de DOMINICI, se rapprochent des leucocytes amphophiles des rongeurs parce qu'ils se colorent par les réactifs basiques. JOLLY les considère au contraire comme des acidophiles faibles, et MARINO (1903), reprenant les vues de KANTHACK et HARDY (1894), n'hésite pas à les rayer de la nomenclature. Pour lui, il n'existe chez l'homme que deux espèces de granulocytes : les basophiles et les acidophiles; ces derniers comptent deux variétés selon que leurs granules sont fins ou volumineux: les granules acidophiles correspondent aux neutrophiles des auteurs; les granules acidophiles volumineux sont les éosinophiles.

4° **Leucocytes amphophiles** (Synonymie : leucocytes pseudo-éosinophiles, leucocytes à granulations β, leucocytes indulinophiles). Absents chez l'homme, propres aux ron-

geurs (lapin, cobaye) et aux oiseaux, ces leucocytes sont chargés de granulations qui sont insolubles dans l'eau et l'alcool au tiers et se dissolvent dans l'acide acétique. Pour certains auteurs, ces leucocytes traités par le mélange d'un colorant acide et d'un basique retiennent, les uns le colorant acide, les autres le colorant basique ; ils n'ont donc qu'une « affinité indifférente » pour les deux ordres de couleurs ; pour d'autres leurs granulations, visibles sur le vivant, sont acidophiles, comme les granulations α ; elles diffèrent de ces dernières parce qu'elles fixent plus vivement l'induline, parce qu'elles sont plus fines, moins réfringentes, et leur teneur en eau serait moins considérable (Ehrlich).

Action de quelques agents sur les globules blancs. — Lorsqu'on examine les globules blancs dans leur propre plasma, à une température égale à celle de l'animal sur lequel on a prélevé ces globules, les globules vivent pendant plusieurs heures, pendant une semaine (Cardile, 1898) et davantage. Quand ils ont épuisé l'oxygène contenu dans le plasma, ils se dirigent vers les bords de la préparation pour absorber l'oxygène de l'air. Mais, si l'on borde la préparation avec de la vaseline ou de la paraffine, l'oxygène n'arrive plus dans le liquide ambiant ; les globules blancs deviennent immobiles, prennent une forme globuleuse, un aspect transparent ; ils meurent en émettant à leur surface des gouttes sarcodiques et leur noyau devient alors aisément visible (Pour l'action de la chaleur, voir Biologie des leucocytes.)

Les matières colorantes ne teignent généralement que les leucocytes morts.

L'eau pure ajoutée en abondance détermine la mort du leucocyte.

L'eau salée physiologique constitue un milieu où les éléments peuvent vivre presque aussi aisément que dans le plasma.

L'iode colore le glycogène des leucocytes en rouge acajou.

Enfin, lorsqu'on fait agir sur l'organisme les rayons X, l'action passagère des rayons Roentgen à faible dose provoque une augmentation des leucocytes polynucléaires immédiate, suivie bientôt d'une diminution des leucocytes (leucopénie). La destruction des leucocytes porte surtout sur les polynucléaires. Le tissu médullaire est en réaction. Le tissu lymphoïde est en grande partie détruit, les lymphoïdes se fragmentent.

Après une dose forte et prolongée la leucopénie et la diminution des hématies tendent à devenir permanentes. Les deux tissus producteurs de leucocytes sont détruits ; la moelle osseuse prend le type de la moelle graisseuse.

Dans les leucémies chroniques, les résultats obtenus sont de tous points comparables aux résultats expérimentaux (E. Beaujard, 1905 ; *Radiothéraphie dans les leucémies*).

Les leucocytes dans la série. — Chez les Échinodermes comme l'oursin, à côté d'éléments chargés d'hémoglobine, on trouve des amibocytes qui se rapportent à trois types : les uns sont incolores et portent de longs prolongements polymorphes ; d'autres sont munis de pseudopodes courts, lobés et sont chargés d'un pigment rouge (échinochrome) ; d'autres enfin, connus sous le nom de corpuscules mûriformes, sont chargés de grains acidophiles. Les globules blancs des Échinodermes, comme ceux des Bryozoaires, sont des reins unicellulaires qui se chargent des produits de désintégration de l'organisme pour les excréter ; de plus, et toujours chez les Échinodermes, les amibocytes sont doués d'un remarquable pouvoir phagocytaire. Comme l'a vu Hjalmar Théel, au cours de la transformation du *Pluteus*, ces cellules fixent les substances calcaires du spicule « et les transportent à des amas de cellules calcigères qui les sécrètent et les déposent dans un nouveau centre de calcification ».

Chez les Vers comme *Allobophora fœtida* le liquide cœlomique contient des amibocytes, des leucocytes à grains acidophiles, et de grands éléments arrondis, de matière inconnue. Ces éléments, qu'on appelle les éléocytes, donnent à la lymphe son aspect laiteux.

Chez les Crustacés, comme l'écrevisse, il reste deux variété d'amibocytes : les uns finement grenus (ambocytes neutrophiles), les autres chargés de gros grains acidophiles qui sont de nature albuminoïde (globulines).

Chez les Lamellibranches (Chatin, 1897), certains leucocytes granuleux se comportent comme chez les Vertébrés : ils essaiment leurs granulations dans les tissus (clasmatose).

On trouvera des détails sur l'histologie comparée des leucocytes dans le travail de Grunberg, (1901), la thèse d'Anna Drzavina et dans le mémoire de Kohlmann.

Nous nous bornerons ici à quelques indications d'histologie comparée, fournies par Loewenthal (1909), sur les leucocytes éosinophiles, les mieux connus, en raison de ce fait qu'ils sont d'un examen relativement aisé.

Les éosinophiles existent dans les diverses classes de Vertébrés, chez les Poissons (perche, tanche, sterlet, sélaciens), chez les Batraciens (grenouille, bombinator, salamandre), chez les Reptiles, les Oiseaux (rossignol, moineau) et les Mammifères, mais les granulations caractéristiques de ces éléments varient d'aspect dans les diverses classes de Vertébrés.

Ce sont des grains arrondis, des lentilles biconvexes, des bâtonnets droits, des filaments ondulés.

Les grains arrondis s'observent chez les Mammifères, l'homme, le lézard et l'orvet, les Batraciens, la perche et la tanche.

Chez le lézard, on trouve aussi des granulations ovoïdes, bacilliformes ou en anses recourbées, que Loewenthal croit se constituer aux dépens de granulations alignées.

Chez les oiseaux, outre les grains éosinophiles, on trouve des formations acidophiles lenticulaires, bâtonnoïdes ou simulant des filaments ondulés.

Le cheval possède des grains *ovoïdes* dans ses leucocytes de Semmer (Semmer, 1875, Zietschmann, 1906).

Les propriétés des enclaves éosinophiles sont loin d'être identiques chez les divers vertébrés. Ehrlich dans ses premiers travaux disait que l'action de l'eau, même peu prolongée, détruisait les propriétés électives des grains vis-à-vis de l'éosine. Son élève G. Schwarze (1880) soutient que l'eau est sans action sur les grains éosinophiles. La vérité est qu'il existe de grandes différences de solubilité entre les diverses enclaves éosinophiles. Aussi chez le lézard et l'orvet « la coloration par les solutions aqueuses d'hémalun et d'éosine suivie d'un lavage à l'eau distillée fait disparaître les granulations éosinophiles, alors qu'en procédant de la même manière avec le sang d'homme, on arrive fort bien à faire la démonstration de ces granulations (Loewenthal).

Varient également les dimensions des enclaves, qui sont tantôt très fines et très clairsemées (orvet, perche), tantôt plus volumineuses et plus serrées (Batraciens), tantôt grosses et assez peu nombreuses (Homme). D'ailleurs il existe des variations dans la taille des granulations chez une même espèce, et ces constatations incitent à penser que les grains sont capables de s'accroître.

IV. — NUMÉRATION DES GLOBULES BLANCS.

A) **Numérations globales.** — La numération des globules blancs s'effectue comme celle des globules rouges.

On prélève avec une pipette graduée une quantité connue de sang, soit 1 millimètre cube. On dilue ce sang dans un liquide indifférent, par exemple dans 250 cc. de sérum artificiel, et on mélange exactement. On dépose une goutte du mélange sur un porte-objet creusé d'une cuvette d'un cinquième de millimètre de profondeur; et l'on recouvre d'une lamelle qui transforme la gouttelette arrondie en une lame à faces parallèles. On porte la préparation obtenue de la sorte sur un microscope pourvu d'un oculaire qui porte gravé un quadrillé d'un cinquième de millimètre de côté. On compte les globules qui se projettent sur ce quadrillé et sont contenus dans un espace cubique d'un cinquième de millimètre de coté; comme les leucocytes sont peu nombreux et très inégalement répartis, on répète cette numération, à dix reprises par exemple, en changeant la préparation de place. On prend la moyenne de ces 10 numérations, et l'on trouve, par exemple, que l'espace cubique de 1/5 de millimètre de côté contient N globules blancs. Un calcul simple permet de trouver le nombre N' de leucocytes d'un millimètre cube de la dilution. En effet $N \times 5 \times 5 \times 5 = N \times 125 = N'$. Une seconde multiplication $N' \times 250 = N''$ permet de connaître la teneur du sang pur en leucocytes.

La numération des globules blancs montre qu'il existe chez l'homme 6 à 8 000 globules par millimètre cube de sang, soit un globule blanc pour 640 ou 645 globules rouges.

Le tableau suivant, établi d'après les chiffres de Hayem, indique le nombre de leucocytes par millimètre cube de sang chez quelques animaux.

Cobaye.	5 000
Grenouille	6 000
Homme.	6 000 à 8000
Chat	7 000
Triton	8 000
Cheval	9 000
Lézard	10 000
Chien.	10 000
Poule.	26 000

B) **Numération des diverses variétés de globules blancs.** — Il ne nous suffit plus aujourd'hui de savoir que la teneur du sang en leucocytes augmente ou diminue. Il y a un intérêt considérable à savoir si la variation porte parallèlement sur toutes les variétés de leucocytes ou si elle porte seulement sur un ou plusieurs types de leucocytes.

La numération des variétés de leucocytes s'effectue comme la numération globale des leucocytes, à cette différence près qu'on dilue le sang dans du sérum coloré par l'éosine, le violet dahlia, substances qui rendent plus aisée l'étude des divers leucocytes.

D'après Carstaajen (1900) les diverses variétés de leucocytes varient de nombre au cours de l'existence.

Le jour de sa naissance, l'enfant a beaucoup de polynucléaires et peu de lymphocytes. Au bout d'une semaine (du sixième ou neuvième jour) les deux variétés de leucocytes sont sensiblement égales en nombre. A partir du douzième jour, les lymphocytes sont plus nombreux que les polynucléaires, et toujours les éosinophiles sont beaucoup plus nombreux chez le jeune que chez l'adulte.

Les lymphocytes sont surtout nombreux pendant les 5 premiers mois de la vie extra-utérine (50,78 p. 100). Puis ils diminuent jusqu'à 5 ans (25,08 p. 100), et jusqu'à 15 ans leur nombre oscille de 51 à 62 p. 100.

Les autres formes de leucocytes à partir de 6 mois varient de 6,85 à 8,87 p. 100. Il y a moins de 1 p. 100 de gros mononucléaires, mais on observe des variations considérables sur les éosinophiles.

A partir de l'âge de 15 ans jusqu'à la vieillesse, le pourcentage des leucocytes est donné par le tableau suivant :

	P. 100.
Lymphocytes.	57,3 à 69,22
Grands mononucléaires	0,05 à 0,55
Formes de transition.	6,5 à 8.88
Éosinophiles.	0,95 à 10,85
Polynucléaires.	57,3 à 69,22

A titre de document, nous donnons le taux des diverses variétés de leucocytes chez le cheval et chez trois animaux de laboratoire, chez la chèvre qui possède 12400 leucocytes par millimètre cube de sang et chez le lapin qui n'en possède que 10000. (Les numérations qui portent sur le cobaye se rapprochent beaucoup des données obtenues chez le lapin.)

Chien (Tallqvist et Villebrandt)

	P. 100.
Lymphocytes.	5 à 10
Grands mononucléaires.	10 à 15
Neutrophiles.	70 à 80
Acidophiles	4 à 8
Basophiles.	0,5

Lapin (Tallqvist et Villebrandt)

	P. 100.
Lymphocytes	20 à 25
Mononucléaires	20 à 25
Amphophiles	40 à 55
Acidophiles	0,5 à 3
Basophiles	2 à 5

Cheval (Tabusso, 1908)

Lymphocytes	46 à 36
Mononucléaires	0,8 à 6,6
Neutrophiles	43 à 69
Acidophiles	0,2 à 33,6
Basophiles	0 à 1,2

Cobaye (Howard, 1907) [1]

Lymphocytes	30 à 42
Mononucléaires	1,6 à 5
Neutrophiles	51,2 à 65,5
Acidophiles	0,5 à 6
Basophiles	0 à 1

Leucocytoses. — Les variations dans le nombre des leucocytes sont considérables. Quand le taux des leucocytes s'élève au-dessus de la normale, on dit qu'il y a *hyperleucocytose;* il y a *hypoleucocytose* dans le cas contraire.

L'hyper et l'hypoleucocytose peuvent être soit physiologiques soit pathologiques.

Elles peuvent porter sur la totalité des leucocytes (leucocytoses totales) ou sur 1 ou 2 espèces de leucocytes (leucocytoses partielles).

1) **Hyperleucocytoses totales.** — *A) Variations physiologiques.) a. Âge.* — Les leucocytes sont très abondants chez l'enfant jusqu'à la fin de la première année (18 000), et chez la femme pendant la seconde moitié de la grossesse et durant la lactation.

b) Digestion. — La leucocytose digestive, niée par Grancher et Malassez (1876), Bouchut, a été admise par Jacob qui l'étudia le premier, par Virchow, Moleschott (1854) et ses élèves, von Pohl (1889), Reinert (1891), Rieder (1892), Cot (1903).

Selon Cot chez le chien sain soumis à l'abstinence, on n'observe pas en général de variations leucocytaires aux heures qui correspondent aux périodes digestives habituelles.

Chez le chien au cours de la digestion il existe des variations leucocytaires évidentes surtout chez certains individus. Cette leucocytose n'est pas égale après l'ingestion de tous les aliments. On peut ranger ces dernières dans l'ordre décroissant suivant : viande de bœuf crue, graisse, lait, viande de bœuf cuite. Mais la leucocytose n'atteint pas nécessairement le même degré chez tous les animaux avec le même aliment.

Pendant l'hyperleucocytose digestive, les rapports des diverses variétés de leucocytes sont peu modifiés.

La splénectomie ancienne, datant de 3 mois, n'a pas paru influencer la leucocytose digestive.

Ch. Richet a remarqué que l'ingestion de viande *crue* donne seule une leucocytose abondante, tout comme une injection intraveineuse de substances albuminoïdes. Il admet que dans ce cas des traces d'albuminoïdes solubles sont passées dans la circulation, sans être attaquées par les sucs digestifs. Dans la viande bouillie au contraire, ces albuminoïdes ont été insolubilisés par la cuisson.

Ch. Richet conclut que ce n'est pas la digestion qui produit la leucocytose, mais la pénétration dans l'organisme d'albuminoïdes hétérogènes.

Chez l'homme et chez la femme qui n'allaite pas et n'est pas enceinte, les leucocytes augmentent de nombre 3 à 4 heures après le repas.

c) Bains. — D'après Thayer, un sujet qui a 3250 globules blancs par millimètre cube de sang avant un bain froid, en présente 12500 vingt minutes après le bain et ce

1. Kurloff, Opie, Stäuble ont donné aussi les formules leucocytaires du cobaye.

nombre va ensuite en diminuant progressivement. Un bain chaud fait varier le nombre des leucocytes en plus ou en moins, suivant qu'il est pris long ou court.

Ces variations dans la teneur des leucocytes sont-elles toujours vraies ou fausses? se produisent-elles dans toute la masse du sang ou seulement dans le sang des vaisseaux périphériques sur lequel portent les numérations, et en ce cas sont-elles dues à une distribution inégale des leucocytes dans les divers territoires de l'économie? C'est là une question qui n'a guère été envisagée.

B) *Hyperleucocytoses pathologiques ou expérimentales.* L'augmentation des leucocytes (hyperleucocytose), est connue depuis Donné : ses causes sont multiples.

L'injection intraveineuse de toxines provoque une leucocytose intense qui persiste longtemps (Ch. Richet).

L'ingestion dans les aliments d'une toxine telle que la crépitine (extraite d'une euphorbiacée, *Hura crepitans*) « peut aussi développer chez un animal anaphylactisé une leucocytose éclatante (18000 leucocytes au lieu de 10000) même lorsque la dose ingérée est minime (0 gr. 02) et n'est que la deux centième partie d'une dose à peine offensive » (P. Lassablière et Ch. Richet).

2) **Hypoleucocytoses totales.** — Autant sont fréquentes *les hyperleucocytoses*, autant sont rares les hypoleucocytoses.

Les hypoleucocytoses totales ne paraissent s'observer à l'état physiologique que chez les vieillards et les sujets soumis à un jeûne prolongé.

On les provoque artificiellement à la suite de l'injection veineuse d'eau salée, à la suite de l'injection d'hématies de mouton dans le sang du chien : on les observe (J. Camus et Pagniez), à la suite des saignées et toutes les fois que la pression artérielle vient à diminuer.

Certains médicaments passent pour provoquer l'hypoleucocytose. Tels sont la picrotoxine, l'agaricine, le sulfonal, le menthol et aussi les acides tannique, camphorique, etc.

L'hyperthermie expérimentale a les mêmes effets. (E. Lesné et L. Dreyfus, 1908.)

Enfin l'hypoleucocytose paraît dans une série d'affections[1].

Elle est générale dans la période d'état de la fièvre typhoïde non compliquée. Dans cette maladie on ne peut observer d'hyperleucocytose qu'au début (pendant la période de diarrhée) ou quand il existe des complications. On ne trouve alors que 2000 ou 1000 globules blancs par millimètre cube.

On connaît l'hypoleucocytose de la rougeole non compliquée, et cette hypoleucocytose peut permettre un diagnostic précoce entre la rougeole et la scarlatine.

Dans certaines anémies, on a vu les leucocytes tomber à 400 par millimètre cube

1. Dans un mémoire postérieur à la rédaction de cet article, Ch. Richet a étudié la réaction leucocytaire chez le chien. Il appelle *réaction leucocytaire* le nombre de globules blancs constaté par la numération simple. Il n'a pas tenu compte des variétés de leucocytes.

Il a pu constater ainsi que, chez le chien ayant normalement 100 leucocytes par centième de millimètre cube, il suffit pour provoquer la leucocytose d'une faible injection (1 centimètre cube à un chien de 10 kilog.) d'une solution isotonique de chlorure de sodium. Le chiffre des leucocytes monte alors de 100 à 143. La propeptone, à la dose de 0,5 ou 0,05 p. 100 dans un centimètre cube d'eau provoque une réaction leucocytaire de 180; comme aussi le plasma musculaire, même à la dilution de 1/1000.

Les animaux qui ont présenté cette réaction sont immunisés; c'est-à-dire qu'une seconde injection ne produit plus la même réaction. Il faut environ vingt jours pour que cette immunité à la réaction leucocytaire s'établisse. Au bout de deux mois et demi elle semble avoir disparu.

En outre, cette immunité est *interchangeable*, par conséquent générale. Un animal qui a eu une forte réaction leucocytaire à la propeptone n'en aura plus ni avec la crépitine, ni avec le chlorure de sodium, et inversement.

Les doses extrêmement faibles sont encore actives; il suffit de deux millièmes de milligramme de crépitine pour avoir un effet très appréciable sur les leucocytes.

D'ailleurs réaction et immunité sont phénomènes ne portant que sur les leucocytes. On n'atteint ainsi qu'un seul tissu, et dans une seule de ses manifestations. On évolue dans une physiologie toute spéciale qui est absolument soustraite à toute constatation autre qu'un plus ou moins grand nombre de leucocytes.

Toutes ces expériences de Ch. Richet ont été faites avec P. Lassablière.

(Ch. Richet. *La réaction leucocytaire. Presse médicale,* 2 juillet 1913, 537-541).

(leucopénie) c'est là un signe de pronostic grave, puisqu'il indique l'arrêt de la leucopoièse.

I. Leucocytoses partielles. — Nous examinerons successivement les hyperleucocytoses et les hypoleucocytoses partielles.

A. **Hyperleucocytoses partielles.** On distingue autant de leucocytoses partielles qu'il y a de variétés de leucocytes.

1) *Lymphocytose.* — La lymphocytose (augmentation de nombre des lymphocytes) est physiologique durant la première année de la vie et pendant la digestion.

En clinique elle est d'observation rare. C'est chez les leucémiques qu'elle est de beaucoup le plus notable. Chez ces malades, le sang en hyperleucocytose peut contenir près de 200 000 lymphocytes par millimètre cube. Les lymphocytes peuvent être dans le sang aussi nombreux que les globules rouges.

La lymphocytose a encore été observée dans certaines maladies du tube digestif, dans la coqueluche, dans la deuxième période de la fièvre typhoïde, à la fin de la période d'éruption de la rougeole, dans les accès de paludisme, dans la syphilis congénitale.

2) *Leucocytose mononucléaire* (*Mononucléose*). — L'augmentation des leucocytes mononucléaires peut être pure ou associée à la lymphocytose.

La mononucléose pure a été encore observée dans la deuxième période de la fièvre typhoïde, dans la tuberculose et la syphilis, dans la varicelle, la variole, dans les oreillons non compliqués d'orchite, enfin dans les périodes intercalaires qui séparent les accès de paludisme. Dans tous ces cas, les mononucléaires peuvent représenter la moitié et plus (50 à 60 p. 100) des leucocytes du sang.

La seconde modalité de la leucocytose mononucléaire a été observée par Proscher (1904) en injectant dans les vaissaux du lapin des extraits de tumeur cancéreuse.

3) *Leucocytose neutrophile.* — La leucocytose neutrophile est physiologique au cours de la vieillesse, comme l'ont annoncé Jolly (1897) et Dobrovici (1904). De 22 à 45 ans on trouve 61,5 p. 100 de neutrophiles; ce chiffre s'élève à 85,5 p. 100 chez les vieillards.

La leucocytose neutrophile s'observe aussi dans les maladies.

Après les hémorrhagies, on voit parfois augmenter les neutrophiles de nombre.

Dans les néoplasies, leur nombre s'élèvera à 15 ou 20 000. Aussi, dans les cas où le diagnostic de cancer est douteux, l'apparition d'une leucocytose neutrophile est en faveur de l'hypothèse d'un cancer (Hayem), et surtout d'un cancer ulcéré.

Rieder a observé des chiffres de 15 000 leucocytes (après une hémoptysie), 26 500 (cancer utérin). « Cette leucocytose paraît proportionnelle à la quantité de sang perdu, d'une part, et, d'autre part, à l'activité des organes leucopoiétiques. »

La leucocytose neutrophile s'observe encore dans les cachexies (mal de Bright), dans l'agonie de sujets qui n'avaient jamais eu d'hyperleucocytose.

La leucocytose neutrophile est de règle dans les maladies infectieuses, à l'exception de la typhoïde et de la rougeole sans complications, à l'exception de la méningite tuberculeuse.

Dans la pneumonie et l'érysipèle, elle est très précoce (24 000) et transitoire, en l'absence de complications.

Dans la variole, elle se produit au moment de la formation des pustules, et seulement dans les cas graves.

Dans la scarlatine, elle se montre 1 à 6 jours après l'apparition de l'éruption; elle dure 20 à 30 jours. Elle se chiffre par 10 à 25 000 neutrophiles.

La leucocytose neutrophile est de règle dans les cas moyens de diphtérie ; elle n'est pas modifiée par la sérothérapie. Besredka tire de cette leucocytose des indications pour le pronostic. Un à deux jours après l'injection de sérum, le pronostic est bon, mauvais ou fatal selon que les neutrophiles forment les 60 p. 100, 50 p. 100 ou moins de 50 p. 100 des leucocytes.

On connaît la neutrophilie de la syphilis primaire et secondaire et celle du rhumatisme articulaire aigu; cette dernière (15 à 17 000) est proportionnelle à la gravité de l'affection.

Dans les affections génitales de la femme, la leucocytose est en rapport avec la suppuration.

Les formes légères d'appendicite ne s'accompagnent pas le plus souvent d'hyperleucocytose. Il en serait de même des appendicites simplement suppurées au dire de Federmann (1904), tandis que d'autres auteurs signalent le contraire. Que la leucocytose apparaisse ou s'accroisse (15 à 30000 leucocytes) le pronostic s'aggrave : (c'est signe de gangrène ou de perforation). Qu'elle diminue, c'est là un indice d'amélioration. Toutefois l'hypoleucocytose a été observée dans l'appendicite : Federmann l'a observée dans des formes très toxiques, à pronostic très réservé.

L'obstruction intestinale donne des indications hématologiques semblables à l'appendicite.

La leucocytose par intoxication a été observée dans la narcose prolongée obtenue par le chloroforme et l'éther, dans l'empoisonnement par le gaz d'éclairage, l'arsenic, le chlorate de potasse, après l'administration de la pilocarpine ou de quinine.

Enfin une mention particulière doit être faite de la leucocytose hématopoiétique (leucémie, leucocythémie). Les neutrophiles augmentent de nombre (70000), on les a vus devenir 80 fois plus nombreux qu'à l'état normal (500 000 par mm³). On cite pourtant des cas où, en l'absence de leucémie, les neutrophiles se sont élevés à 70 ou 80000; à 70 000 dans un cancer du corps thyroïde (Hayem), à 73 000 dans une bronchopneumonie survenue dans une cirrhose hypertrophique du foie (Parmentier et Bensaude), à 79000 dans une pneumonie infantile (Gundubin).

Leucocytose éosinophile. — La leucocytose éosinophile est locale ou générale; dans le premier cas elle reste localisée dans les tissus, au pourtour des lésions parasitaires (kyste hydatique); dans le second, elle est générale et porte sur les éosinophiles en circulation dans les vaisseaux.

Widal et Burnet (1906) ont même vu une éosinophilie sanguine (19 p. 100) se développer et persister plusieurs années après une éosinophilie locale, de siège pleural.

Cette leucocytose est pure ou associée à la neutrophilie. Ainsi Nowack (1905) a observé dans le sang une neutrophilie qui coïncidait avec une éosinophilie remarquable des tissus.

La leucocytose éosinophile s'observe dans la leucémie myélogène, l'asthme et surtout au moment des paroxysmes (10 à 50 p. 100). Elle est fréquente dans la scarlatine et d'un pronostic favorable, et de règle dans la blennorrhagie (40 p. 100 au 2e mois). Mais c'est surtout dans les dermatoses et dans les affections parasitaires que l'éosinophilie est caractéristique.

Elle a été signalée dans les dermatoses pemphigoïdes, où les vésicules et les bulles sont remplies d'éosinophiles, dans le psoriasis, le lupus, la lèpre et l'urticaire, où les éosinophiles forment parfois les 60 p. 100 des leucocytes.

J. Gaillard (1906) a constaté 8 fois, sur 11 malades atteints de maladie de Recklinghausen, une éosinophilie (de 2,1 à 15 p. 100).

Les cinq enfants d'un des sujets examinés et qui présentait de l'éosinophilie, avaient tous de l'éosinophilie, et l'éosinophilie était surtout marquée chez ceux de ces enfants qui ne portaient pas de taches pigmentaires.

Après la splénectomie, Audibert et Valette (1907) ont noté une éosinophilie considérable (23 p. 100), qui 6 mois après l'intervention était tombée à 6,1 p. 100.

L'éosinophilie est très fréquente, sinon constante chez les sujets atteints de sporotrichose (Brissaud, Joltrain et A. Weill), d'ascaridie (8,5 p. 100), de kystes hydatiques (10 p. 100, Achard et Laubry), de ladrerie (11 p. 100, Achard et Lœper), de strongles (13 à 14 p. 100), d'oxyures (16 p. 100) et dans ce dernier cas, l'éosinophilie coïncide avec l'hyperleucocytose (10 à 20000 leucocytes). Les éosinophiles arrivent même à représenter les 34/100 (ténia), les 53/100 (filariose), les 68/100 (trichinose), les 72/100 (uncinaviose), des leucocytes du sang. Cette éosinophilie a été observée chez l'homme, comme chez les animaux (sclérostomiase du cheval, Valillo (1909).

L'éosinophilie du cheval est un phénomène très individuel; elle n'est pas proportionnelle au nombre de parasites dont l'animal est porteur. Les infections, la fatigue, la mort du parasite dans l'intestin, abaissent le taux de l'éosinophilie, ou font même disparaître cette lésion (Weinberg et Alexander, 1908).

L'éosinophilie parasitaire serait due aux toxines que fabrique le parasite. Ces toxines

agiraient sur la moelle osseuse qui, de ce fait, élaborerait des éosinophiles en grande abondance (Weinberg et Mellor, 1908).

Hyperleucocytoses basophiles. — La leucocytose basophile porte ou sur les basophiles du sang ou sur ceux des tissus.

Dans le premier cas, elle est peu considérable (20 p. 100) : on l'observe par exemple en injectant un sérum hémolytique dans le sang du lapin. On l'a signalée aussi dans la maladie de Basedow, l'hystérie, la chlorose, l'asthme, le rhumatisme.

Dans le second cas, la leucocytose est intense (11 p. 100). Wolff l'a décrite dans les exsudats pleuraux survenus au cours de la leucémie myélogène.

En résumé, des diverses variétés de leucocytose, la lymphocytose et la leucocytose neutrophile relèvent tantôt de causes physiologiques, tantôt de causes morbides. Toutes les autres leucocytoses sont d'ordre pathologique.

II. Hypoleucocytoses partielles. — A côté des hypoleucocytoses totales, il existe des hypoleucocytoses partielles. Elles portent par exemple sur les lymphocytes, dans la tuberculose et le cancer, lésions qui détruisent ou altèrent les ganglions lymphatiques. Elles portent sur les éosinophiles, pendant la durée des maladies infectieuses (pneumonie, typhoïde, rougeole, érysipèle). La maladie une fois terminée, il se produit en revanche une hyperleucocytose éosinophile post-fébrile ou réactionnelle.

Enfin on peut voir (Étienne, Rémy et Boulanger, 1909) une hypoleucocytose totale se développer 24 heures après une injection de tuberculine, et persister pendant 6 mois. Si l'on étudie le pourcentage des leucocytes granuleux, on constate que les éosinophiles ne varient pas de nombre, que les basophiles augmentent de nombre le lendemain de l'injection, et que les neutrophiles, dont le nombre a d'abord diminué, augmentent au bout de 6 mois. Ce fait montre bien que les diverses espèces de cellules granuleuses ont une évolution absolument indépendante.

Un fait du même ordre ressort d'expériences de Howard (1907). En injectant à des cobayes de l'eau salée, des albuminoïdes ou des émulsions bactériennes, on observe d'abord une leucopénie. Dans un second temps, il se produit une hyperleucocytose neutrophile, en même temps qu'une hypoleucocytose éosinophile, qui tient sans doute à la destruction de nombreux leucocytes éosinophiles.

Chimie des leucocytes. — La chimie du leucocyte prête encore à discussion : les renseignements qui suivent sont empruntés pour la plupart au livre d'A. Gautier.

Les leucocytes sont constitués :

a) De matières minérales (Cl, P^2O^5, K, Na, Ca, Mg, Fe);

b) De matières organiques telles que le glycogène (qui n'existe que pendant la vie), la lécithine, les savons à acides gras, la cholestérine, la cérébrine. On y trouve aussi des substances extractives indéterminées.

Mais ce sont surtout les matières protéiques qui constituent la masse principale du globule blanc. Ces matières protéiques sont :

1° Une substance présentant certaines propriétés de la mucose, mais qui diffère chimiquement de cette mucose. C'est la « substance hyaline » de Rovida;

2° Des nucléo-albumines;

3° Une albuminoïde coagulable à 73° et très voisine de la sérumalbumine.

La fibrine et la myosine, quelquefois signalées, ne paraissent pas exister. Toutefois cette dernière substance pourrait se trouver dans les leucocytes, quand s'effectuent, par exemple, d'importantes régressions du système musculaire (métamorphose des batraciens anoures).

Lilienfeld, en précipitant l'extrait aqueux de globules blancs par l'acide acétique, et en traitant le précipité par l'alcool-éther, obtient un résidu de nucléo-histone, sorte de nucléo-albumine qui se décompose facilement en nucléine et en histone. Celle-ci, voisine des albumoses, exerce sur la coagulation du sang une action retardatrice très marquée.

Pour A. Schmidt, les leucocytes contiendraient le ferment de la fibrine et deux autres substances, la cytine et la cytoglobuline, qui sont capables de se transformer en préglobuline, puis en fibrinogène.

Au dire de Pekelharing et d'Hammarsten, le ferment de la fibrine serait une nucléo-albumine calcique.

V. — BIOLOGIE DU LEUCOCYTE.

Nous n'avons jusqu'ici examiné que le leucocyte fixé dans l'attitude où l'ont surpris les réactifs. Il importe maintenant de suivre le leucocyte dans les manifestations diverses de son activité, et de rechercher son origine et sa fin.

Fonctions du globule blanc. — A. Le globule blanc est capable de sécrétion. C'est une glande unicellulaire. Nombre de faits justifient cette interprétation.

Chez les invertébrés (car cela est discuté chez les mammifères) le globule blanc revêt successivement les formes de lymphocyte, de mononucléaire; puis il élabore de fines granulations neutrophiles qui sont le stade préparatoire de la grosse granulation baso ou acidophile. Cette granulation albuminoïde du groupe des globulines paraît se dissoudre ultimement dans le sang.

Le globule blanc peut contenir de la graisse, du glycogène, toutes substances qu'il est facile de caractériser à l'aide de réactifs appropriés.

Il importe d'ailleurs de remarquer que ces constituants chimiques du leucocyte ne sont pas d'une absolue fixité. Après ingestion de médicaments ferrugineux, on trouve dans les lymphatiques des leucocytes chargés d'un fer qu'on peut déceler par le sulfure d'ammonium, et que les leucocytes transportent vers les ganglions. « Ce rôle de véhicule leur a été attribué pour la graisse et on a même soutenu (autrefois) que les globules blancs pénètrent jusque dans la lumière du tube digestif et se chargent de gouttelettes graisseuses. Enfin le glycogène que l'on trouve dans le sang serait presque un quart du glycogène véhiculé par les leucocytes » (Lambling).

A côté des substances figurées, qu'élabore ou que transporte le leucocyte, il en est d'autres qui, pour échapper à l'analyse histologique, n'en sont pas moins certaines. Elles sont représentées par des ferments.

Ces ferments ont été étudiés en France par P. Portier, Achalme, Lépine, Fiessinger et Marie (P.-L.); en Allemagne par E. Müller, Jochmann, Wiens, Stern, Eppenstein, Ernst, Furth, V. Czyharz, etc.

1° Protéase ou diastase protéolytique. Cette diastase, étudiée par Müller et Jochmann (1907), par E. Müller et Wiens (1909), par Achalme, par Opie et Barker, par Fiessinger (N.) et Marie (P.-L.), agit en milieu neutre.

Si l'on additionne le pus d'un antiseptique, il se liquéfie rapidement à 37° et dans la liqueur apparaissent des acides aminés et des bases puriques qui sont les produits de l'autolyse des protéines et des nucléo-albumines.

Cette diastase digère aussi les exsudats et les fragments de fibrine ou de tissu qu'on met en sa présence.

Elle entre en jeu au cours de la pneumonie. A la période d'état de cette maladie, les alvéoles sont comblés par un exsudat fibrineux qui très rapidement disparaît : au début de l'hépatisation grise, les leucocytes envahissent l'exsudat, le dissolvent par les ferments qu'ils forment en se détruisant eux-mêmes.

Enfin on a cherché à localiser le siège de la protéase. Ce ferment est surtout abondant dans les polynucléaires. Voilà pourquoi le sang de leucémie myélogène déposé à l'étude sur du sérum coagulé, provoque rapidement le creusement de cupules de liquéfaction plus ou moins profondes.

Toutefois le pus des abcès froids non traités par l'iodoforme ne jouirait pas de propriétés protéolytiques (Müller et Jochmann).

Ajoutons qu'un ferment tryptique aurait été constaté chez les polynucléaires et chez les myélocytes, par R. Stern et Eppenstein (1907).

2° La lipase qu'Hanriot a démontrée dans le sérum sanguin serait originaire des leucocytes hyalins. Elle existe dans les ganglions (Poulain) et la rate (Fiessinger, P.-L. Marie), et fait défaut dans la moelle des os.

3° L'amylase qui agit sur les hydrates de carbone.

4° Un ferment (Lépine), qui provoque la destruction du sucre du sang, et qui n'est pas identique aux peroxydases, comme l'ont montré (1907), V. Czyharz, Ernst, Furth. C'est là une glycolase.

5° Les diastases d'oxydation ont été étudiées par P. Portier. Elles se rapportent aux trois types connus des diastases d'oxydation : les catalases, les peroxydases, les oxydases vraies.

Les premières, qu'on trouve dans le pus, sont des diastases capables de décomposer l'eau oxygénée.

Les secondes ont la même propriété; mais de plus, en présence de l'eau oxygénée, elles peuvent oxyder la teinture de gaiac et la solution aqueuse de gaiacol; elles bleuissent la première et rougissent la seconde.

Enfin les oxydases vraies ont les mêmes réactions que l'oxydase, à cette différence qu'elles oxydent la teinture de gaiac en l'absence de l'eau oxygénée.

6° Les diastases de coagulation qu'élabore le leucocyte sont la *chymosine* (Achalme), qui coagule la caséine du lait, et la *thrombine* ou ferment de la fibrine ;

7° Le ferment de la fibrine paraît aussi fourni par les leucocytes. C'est Alexandre Schmidt de Dorpat qui le premier a compris que la fibrine se forme aux dépens d'une matière albuminoïde du plasma, le fibrinogène, sous l'influence d'une diastase. En effet, dans le sang sorti des vaisseaux, les leucocytes abandonnent au plasma une prodiastase (prothrombine, proplasmase, proferment de la fibrine), et cette prodiastase se transforme en diastase (thrombine, plasmase), sous l'action des sels de chaux (Arthus, Pagès), du plasma. Si l'on précipite du plasma ces sels de chaux à l'aide d'oxalates alcalins, le sang ne se coagule plus. L'addition de sels de chaux à ce sang décalcifié restitue au sang sa coagulabilité.

Les sels de chaux ne paraissent pas les seules substances capables d'amener la transformation de la prothrombine en thrombine. Delezenne, en recueillant le sang d'un vaisseau à l'aide d'une canule vaselinée, pour soustraire ce sang au contact des lèvres de la plaie, constate que ce sang se coagule avec une extrême lenteur. Les lèvres de la plaie amènent une coagulation instantanée en déversant dans le sang des traces de leur substance. Les tissus agiraient (Morawitz) à l'aide d'une kinase qui provoquerait, avec les sels de chaux, la transformation de la prothrombine en thrombine. Selon d'autres auteurs, « dans le sang sortant des vaisseaux, la kinase serait fournie par les éléments figurés (leucocytes et plaquettes) et la prothrombine existerait dans le plasma, ou serait sécrétée par les leucocytes » (Lambling). Nous nous bornons ici à ces données très générales et nous renvoyons pour les détails aux articles **Sang** et **Coagulation**.

Disons toutefois qu'une série d'expériences semble démontrer que le ferment de la fibrine est bien élaboré par les globules blancs. L'une d'entre elles est classique.

Isolons par deux ligatures un segment de jugulaire du cheval ; réséquons la veine au delà des 2 ligatures; suspendons verticalement le segment isolé. Les globules rouges, plus lourds que les leucocytes, déposent dans la partie inférieure de ce segment; le plasma se rassemble à sa partie supérieure, et contre ces deux zones s'étend une mince couche formée par les globules blancs et les globulins. Si on prélève un peu du liquide de chacune des trois zones (zone de plasma, zone de leucocytes et de globulins, zone d'hématies) et qu'on le mélange dans un peu de liquide d'hydrocèle qui ne coagule pas spontanément, on constate que la zone moyenne de la veine qui contient leucocytes et globulins présente seule un pouvoir coagulant des plus accusés.

D'autre part les transsudats séreux (liquide d'hydrocèle) ne se coagulent jamais spontanément, à l'inverse des exsudats inflammatoires. Or ces derniers contiennent seuls des leucocytes[1].

En résumé, le leucocyte élabore :

a) des diastases de coagulation (chymosine, thrombine).

b) des diastases d'hydratation et de déshydratation exerçant leur action sur les protéides, les hydrates de carbone ou les graisses;

c) des diastases d'oxydation et de désoxydation.

Ces diastases interviennent sans doute dans la production des précipitines, des hémolysines et des bactériolysines (Werbitzki, 1909).

1. On s'est demandé pourquoi le sang des règles ne se coagule pas, et on a émis l'hypothèse que ce fait était dû à une insuffisance de la thrombine qui serait inactivée ou retenue par le mucus cervical (Cristea et Denk, 1910).

B. Le globule blanc est capable d'excrétion. « Les globules des Échinodermes et des Bryozoaires, ceux des vaisseaux des Oligochètes, sont des cellules excrétrices flottantes, des reins unicellulaires qui se chargent des produits de désassimilation de l'organisme. »

Spillmann et Bruntz (1911) ont insisté sur ce rôle éliminateur auquel ils font jouer une fonction considérable en pathologie ; et ils écrivent : « 1° Les liquides sont fixés mécaniquement par certaines formes de leucocytes (*Phase de fixation*). 2° Les globules blancs transportent les substances fixées à des organes d'excrétion clos ou ouverts (*Phase de transport*). 3° les organes d'excrétion clos ou ouverts (foie, rein) s'emparent par un processus glandulaire spécial, des produits fixés par les leucocytes (*Phase d'excrétion*). »

Chez les Mammifères, les leucocytes acidophiles essaiment souvent leurs granulations au sein des tissus (Bonne) et ce phénomène peut être considéré comme un acte d'excrétion.

C. Enfin le globule blanc est un élément mobile, c'est-à-dire capable de se déplacer.

Le mouvement amiboïde s'étudie sur de la lymphe de grenouille (Wharton Jones, 1846) maintenue à la chambre humide, et au besoin légèrement réchauffée à l'aide de la platine chauffante. Dans ces conditions on voit le leucocyte émettre sur place des prolongements qui « rentrent » bientôt dans le cytoplasme, tandis que d'autres prolongements apparaissent. Dans certains cas les prolongements apparaissent à une extrémité de la cellule ; puis le corps cellulaire, entraînant le noyau, quitte la place qu'il occupait pour venir prendre celle où ses prolongements s'étaient étalés. Le phénomène se répète de la même façon et parfois dans le même sens, et le leucocyte se déplace dans une direction donnée.

E. Maurel a soumis (1890) les leucocytes à l'action de diverses températures.

A 25° le leucocyte présente ses propriétés amiboïdes ;

A 20° il se déforme sur place ;

A 16° tout mouvement disparaît ;

A 14° le leucocyte d'un animal à température constante meurt.

De 25° à 39° l'amiboïsme est d'autant plus net que la température s'écarte davantage de 25°. Le maximum d'activité s'observe de 39° à 42°. Au-dessus de 44° la vie du leucocyte est menacée. Porté à 47°, ne fût-ce que quelques minutes, le leucocyte meurt.

Ces phénomènes constatés chez l'homme sont identiques chez la femme et chez l'enfant.

Maurel a montré aussi qu'il existe des rapports constants entre la température normale d'un animal et la température maximale supportée par le leucocyte et il considère « que le coma et la mort de l'animal réchauffé ou refroidi au delà de certaines limites sont la conséquence de l'immobilité et de la mort de ses leucocytes ». (1890-1891, *Recherches expérimentales sur les leucocytes du sang*, Paris, Doin.)

Le mouvement amiboïde est-il une propriété générale, propre à tous les globules blancs, au moins *in vitro*? On discute encore sur ce point.

Nombre d'auteurs affirment que le lymphocyte est immobile.

D'autres, tels que Jolly, Wolf, prétendent que tous les leucocytes sont capables de mouvement. Mais ce mouvement ne serait pas identique dans toutes les variétés de leucocytes.

Les lymphocytes sont les moins mobiles de tous les leucocytes. Leurs mouvements sont peu marqués et, pour les voir, il faut les examiner en provoquant une augmentation de température relativement considérable. On aurait vu ces mouvements dans les lymphocytoses et dans la lymphe du canal thoracique.

Les leucocytes mononucléaires (et les myélocytes) n'ont que des mouvements lents et de faible amplitude.

Les leucocytes granuleux, et surtout les neutrophiles, seraient les plus mobiles.

On a pu observer ces mouvements dans des leucocytes observés plusieurs semaines ou plusieurs mois soit entre lame et lamelle, soit en tubes scellés (Jolly).

Tous les auteurs ne pensent pas cependant que les prolongements dits amiboïdes représentent une formation normale ; ils seraient l'indice non de l'activité du leucocyte, mais de sa désagrégation (plasmolyse) ; c'est là l'opinion de Löwit, de Griesbach (1891), de Retterer, etc.

S'il est vrai que le leucocyte est un amibocyte, c'est en tant qu'amibocyte qu'il intervient dans l'incorporation des corps étrangers (phagocytose) et dans la migration (diapédèse).

Phagocytose et diapédèse sont démontrables par une expérience classique. Qu'on injecte dans le sac lymphatique dorsal d'une grenouille un liquide tenant en suspension du carmin pulvérisé, puis qu'on place dans ce même sac lymphatique un minuscule fragment de moelle de sureau, au bout de quelque temps les cavités cellulaires de la moelle de sureau seront remplies partiellement de leucocytes chargés de carmin. Les leucocytes ont fixé le carmin (phagocytose), puis ont pénétré dans la moelle de sureau (migration)

Diapédèse. — En 1824, Dutrochet observa le premier la diapédèse sur la queue des têtards de batraciens. Plus tard, Cohnheim (1867) immobilisa une grenouille à l'aide du curare ; il pratiqua une incision à la paroi abdominale, attira une anse intestinale à travers les lèvres de la plaie, et c'est sur le péritoine enflammé par ces conditions d'observation anormales (contact direct de l'oxygène de l'air) qu'il observa la diapédèse.

Tout d'abord, les vaisseaux se dilatent ; la dilatation porte d'abord et surtout sur les artères qui doublent de diamètre au bout d'une heure ou deux ; elle porte plus tard sur les veines, et en dernier lieu sur les capillaires, qui de tous les vaisseaux sanguins sont les moins dilatés. En même temps la vitesse du sang s'accroît dans ces vaisseaux.

Au bout de deux heures, la circulation se ralentit; les leucocytes viennent prendre contact avec la paroi vasculaire (margination des leucocytes) et le centre du vaisseau est occupé presque exclusivement par une colonne d'hématies.

Dans un dernier stade les leucocytes insinuent un prolongement à travers un orifice préformé, ménagé entre (stigmate) ou à travers (stomate d'Arnold) certaines cellules endothéliales du capillaire. Stricker, Golubew pensent qu'il s'agit là d'un orifice néoformé, qui serait dû à la contraction de l'endothélium des capillaires. Quoi qu'il en soit, on voit apparaître sur le contour externe du capillaire une pointe protoplasmique qui grossit à mesure que diminue la partie de la cellule encore contenue dans la lumière du vaisseau. Quand on observe le phénomène « on est frappé par la difficulté que présente le passage du noyau ; une fois que celui-ci se trouve en dehors du vaisseau » le reste du protoplasme traverse la paroi presque d'un seul coup. Il est évident qu'un noyau fragmenté en plusieurs lobes doit traverser la paroi beaucoup plus facilement qu'un grand noyau entier. Voilà, dit Metchnikoff, pourquoi les leucocytes polynucléaires se trouvent dans le pus en plus grande quantité que les mononucléaires, puisque la diapédèse est la principale source des éléments du pus. » (M. Duval.)

La diapédèse se produit donc grâce à l'état des vaisseaux, mais elle ne résulte pas, comme le croyait Cohnheim, d'un phénomène passif, c'est-à-dire des modifications de la pression vasculaire. Elle représente un phénomène actif (Thona, Recklinghausen). Le leucocyte intervient par son activité. Aussi la diapédèse continue-t-elle chez la grenouille dont le cœur a cessé de battre. Que l'activité du leucocyte se trouve entravée par l'opium ou le chloroforme, malgré la dilatation vasculaire, malgré la margination des leucocytes, la diapédèse ne se produira point.

Il importe enfin de noter que tous les leucocytes ne sont pas aptes à diapédéser. Les leucocytes acidophiles et neutrophiles (et peut-être seulement l'une de ces deux formes) sont capables de diapédèse. Ce sont en effet ceux-là qui sont le plus sensibles à l'action de l'oxygène, les seuls qui possèdent des mouvements amiboïdes très énergiques, les seuls dont le noyau paraisse adapté à cette fonction tout à fait spéciale.

Nous examinerons ultérieurement le sort des leucocytes diapédésés.

Phagocytose. — L'incorporation des substances (corps étrangers, bactéries, etc.) est une fonction commune à nombre de cellules vivantes (Metchnikoff, Kantacuzène). Nombre de cellules fixes, de cellules endothéliales sont capables de phagocytose. Il en est de même des leucocytes.

Tous d'ailleurs ne sont pas phagocytaires au même degré. Si cette propriété est très marquée chez les gros mononucléaires (*Macrophages*) et chez les neutrophiles (*Microphages*), elle existe aussi chez les lymphocytes (Helly, 1904) et les éosinophiles (Mesnil, Nattan Larrier et Parvu (1909).

La phagocytose s'exerce sur les corps étrangers, sur les cellules de l'organisme, sur des cellules animales ou végétales d'origine exogène (parasites).

Qu'on injecte du carmin dans les sacs lymphatiques dorsaux de la grenouille, et l'on trouvera bientôt le carmin incorporé par les leucocytes. Les poussières de charbon qu'on

trouve dans les alvéoles du poumon chez les habitants des villes ont été également phagocytées par les leucocytes, et ce sont surtout les polynucléaires qui fixent l'encre de Chine en suspension dans l'eau salée.

Mais la phagocytose ne s'exerce pas seulement sur les corps inertes (Achard et Feuillié, 1908). Nombre de cellules, mortes au cours de l'évolution normale ou pathologique, sont incorporées par les leucocytes.

Chez les insectes, quand la larve se transforme en nymphe, les amibocytes attaquent les tissus larvaires; les fibres musculaires sont fragmentées en petits tronçons dits sarcolytes, que les leucocytes englobent, digèrent et réduisent en fines sphérules granuleuses; tous les divers organes, à l'exception des organes génitaux, subissent le même sort (Weismann, Kowalewsky).

La régression de la queue chez les têtards des Batraciens nous fournit un autre exemple de phagocytose (Metchnikoff, S. Mayer, Bataillon, Mercier). Les muscles sont phagocytés par les leucocytes, comme on a pu s'en rendre compte en injectant du carmin chez les animaux en expérience.

Les cellules nerveuses vieillies sont phagocytées par les leucocytes, assurent certains auteurs (Pugnat); par la névroglie, affirment quelques autres.

Les globules rouges qui diapédèsent à la fin de l'expérience de Cohnheim et qui diapédèsent d'une façon passive, parce qu'ils sont poussés par la pression sanguine à travers une de ces perforations pratiquées par les leucocytes (diapédèse active), ces globules rouges, une fois diapédésés, ne tardent pas à s'altérer (Rouget, 1874). Se trouve-t-il à leur voisinage un leucocyte? celui-ci bien vivant ne tarde pas à incorporer l'hématie déformée, à la détruire, et le pigment qu'il garde quelque temps est le témoin de l'acte phagocytaire.

La phagocytose s'exerce enfin sur les cellules étrangères à l'organisme.

Denys injecte dans la queue d'un lapin quelques centimètres cubes d'une culture de staphylocoques. Le lendemain il tue le lapin et centrifuge l'exsudat pleural qui est très riche en leucocytes. Il recueille ces leucocytes et les met en suspension dans du sérum de lapin. Il dépose alors sur un porte-objet une goutte de ce sérum et une goutte de culture de bacille du foin, vieille de 6 heures. En examinant la préparation avec une platine chauffante (35°-40°) on voit les globules blancs incorporer les bacilles.

La phagocytose du bacille de Koch, du *Proteus*, du *Streptococcus*, du bacille de Hensen, de spores de bactéries par les leucocytes est bien connue.

La phagocytose du bacille de Koch, par exemple, s'effectue *in vivo* à l'aide des leucocytes du tissu tuberculeux; elle s'observe aisément *in vitro*, surtout si l'on additionne les bacilles d'un peu de sérum de l'individu malade (Lowenstein, 1909).

On sait même que les leucocytes peuvent phagocyter des protozoaires. James et Betleyont (1905) ont vu chez 6 chiens de l'Assam des leucocytes phagocyter un parasite semblable à une hémogrégarine, sur 39 animaux examinés dans leurs expériences.

Depuis cette époque, on a décrit des leucocytozoaïres chez le chien du Tonkin, l'écureuil des palmiers, le chat, le lapin, le cobaye, le rat, la souris.

Il importe maintenant de préciser les conditions dans lesquelles s'effectue la phagocytose.

1° *Le leucocyte phagocytaire*. — C'est un fait bien établi que certains leucocytes sont aptes à phagocyter certains micro-organismes, mais restent inactifs en présence d'autres bactéries.

Ainsi les neutrophiles phagocytent le streptocoque, mais n'englobent jamais la bacille de Hensen, tandis que les mononucléaires, qui détruisent le bacille de Hensen, n'attaquent jamais le streptocoque.

Bordet, en injectant dans le péritoine d'un cobaye un mélange de Streptocoques et de *Proteus* a constaté que certains éléments phagocytent électivement le *Proteus*, tandis que d'autres portent leur action sur le Streptocoque.

2° *L'élément à phagocyter*. — L'élément à phagocyter intervient par sa taille et par sa nature.

Les microphages englobent seulement des bactéries ou des poussières inertes (charbon, carmin).

Les macrophages au contraire sont capables d'incorporer une cellule entière ou une hématie.

Si la proie est plus volumineuse encore, on voit les macrophages fragmenter la proie ou l'entourer en se fusionnant et en constituant ainsi une cellule géante à noyaux multiples. — Dans la granulation tuberculeuse, par exemple, le centre de la granulation est occupé par une cellule géante pouvue de 20, 30, 50 noyaux qu'entoure une couronne de gros éléments connus sous le nom de cellules épithélioïdes et qui seraient des mononucléaires.

L'élément à phagocyter intervient encore par sa nature, c'est-à-dire par ses qualités physico-chimiques (Massart et Bordet). Ses sécrétions attirent (chimiotactisme positif) certains globules blancs, et exercent sur d'autres globules blancs une véritable répulsion (chimiotactisme négatif). Ce sens opposé du chimiotactisme s'expliquerait par des variations de la tension superficielle du leucocyte, variations déterminées par les sécrétions microbiennes. — Un exemple ne sera pas inutile. Lorsqu'on introduit dans la cavité péritonéale d'un lapin un tube capillaire rempli d'une culture de staphylocoque doré, on constate au bout de 10 à 12 heures que le tube est rempli de leucocytes, et ce qui prouve bien que ce sont les staphylocoques, et non le milieu de culture, qui déterminent ce chimiotactisme positif, c'est qu'un tube capillaire rempli de ce milieu de culture *stérile* ne se remplit pas de leucocytes, et qu'un tube de culture chargé de produits de sécrétion microbienne, mais débarrassé par filtration sur porcelaine de ses micro-organismes, ne tarde pas à se remplir de leucocytes.

La chimiotaxie et, en dernière analyse, les variations de la tension superficielle expliqueraient donc le mécanisme de la phagocytose.

Comment s'effectue l'englobement du corps phagocyté et que devient ultérieurement ce corps? c'est là ce qu'il nous faut examiner maintenant.

Le mécanisme de la phagocytose des trypanosomes est assez particulier (Levaditi et Mitermilch, 1910). Tout d'abord les trypanosomes sont arrêtés au passage par les leucocytes de l'animal immunisé en présence duquel ils sont mis ; peu importe que ces leucocytes soient vivants ou morts. — Puis les leucocytes vivants phagocytent le trypanosome, qui cesse de se mouvoir quand sa région nucléaire est englobée. Le trypanosome, tué par une sécrétion du leucocyte, n'a plus qu'à être digéré.

L'incorporation de la bactérie s'effectue grâce aux mouvements amiboïdes de la cellule. Certains auteurs (Löwit, Griesbach, Loukjanow, Retterer) pensent cependant que les mouvements amiboïdes sont l'expression de phénomène de désagrégation dont la cellule est le siège.

Une fois incorporée, la bactérie peut disparaître. Autour d'elle se forme peut-être, comme chez les Protozoaires, une vacuole à contenu acide ou peptique. Incolorable quand elle vient d'être englobée, la bactérie ne tarde pas à se colorer de plus en plus, et finalement elle se trouve réduite à une membrane qui disparaît, digérée. Retenons toutefois qu'en pratique il est souvent impossible de décider si le micro-organisme phagocyté est vivant ou mort.

D'autres fois, la bactérie est englobée vivante : elle conserve quelques mouvements dans le cytoplasme du phagocyte et elle garde sa vitalité, comme la méthode des ensemencements nous en fournit la preuve : le leucocyte qui la porte peut disséminer l'infection quand la bactérie garde sa virulence et se reproduit. Dans certains cas, la bactérie s'adapte : elle perd sa virulence et prend une forme de résistance. Dans d'autres elle détermine des lésions du phagocyte : le noyau entre en chromatolyse ou présente les signes de la pycnose ; le cytoplasme devient vacuolaire. Ces modifications peuvent être transitoires ; c'est, par exemple, quand la bactérie est expulsée ; elles peuvent aussi précéder la mort du phagocyte.

Quand le phagocyte englobe non plus une bactérie, mais une spore, la spore persiste souvent dans le phagocyte ; mais elle ne se développera qu'autant que les conditions du milieu se trouvent modifiées. L'élévation de la température déterminera, par exemple, chez un Batracien, l'évolution de la spore.

Achard et Foix (1908) ont donné une méthode simple pour mesurer l'activité phagocytaire des leucocytes. Ils mettent en présence de levures de muguet, stérilisées par le formol et en suspension dans le liquide de Fleig, des leucocytes donnés. Ils constatent

que N polynucléaires phagocytent N' levures. En comparant cette activité phagocytaire avec celle des polynucléaires normaux, ils établissent un rapport qui donne l'activité cherchée.

La phagocytose est favorisée par des substances qu'on trouve dans le sérum, après immunisation, et qu'on appelle les *opsonines*, du verbe ὀψεύω, je prépare des aliments.

Ces opsonines, découvertes par Wright et Douglas, s'enlèvent des leucocytes par lavages des leucocytes à l'eau salée. On les soustrait au sérum en plongeant des microbes dans ce sérum ; en pareil cas, elles se fixent sur le microbe et ne peuvent plus être enlevées à ce microbe par des lavages à l'eau salée. Elles traduisent un moyen de défense de l'organisme qu'il est facile de mesurer.

Dans une première expérience, on additionne le sérum d'un malade de globules blancs lavés et d'une émulsion microbienne. Le mélange est porté 20 minutes, à l'étuve, à 37°. On fait alors une préparation de leucocytes qu'on colore et qu'on examine. On trouve que 200 microbes ont été phagocytés par 50 leucocytes. Le coefficient phagocytaire est $\frac{200}{50} = 4$.

On répète l'expérience avec le sérum du sujet sain. Le coefficient phagocytaire est 3.

L'index opsonique est le rapport entre les coefficients phagocytaires du sérum d'un malade et du sérum sain. Il est exprimé ici par $\frac{4}{3} = 1,33$. Cet index change d'un sujet à l'autre, et, chez un même sujet, il varie dans des proportions considérables.

Ainsi Mac Farland et L'Engle (1906) ont vû, chez un même sujet, l'index opsonique tomber en quelques jours de 15,6 à 9,95 ; ce dernier chiffre coïncidant avec le début d'une grippe.

Les leucocytes dans les œdèmes, les inflammations et la cicatrisation. — *Les leucocytes et les œdèmes.* — Dans les transsudats non inflammatoires (infiltration séreuse, œdème), la sérosité hydropique diffère peu du plasma sanguin. Elle ne renferme presque pas de fibrine. Les éléments figurés y sont rares : on n'y trouve que des traces de leucocytes.

Dans les œdèmes inflammatoires (exsudats, hydrophlegmasies) qui marquent, par exemple, le début d'un phlegmon, on constate tout au contraire un exsudat fibrineux et l'afflux de leucocytes polynucléaires.

Quand les leucocytes ne trouvent pas dans le foyer inflammatoire des conditions favorables à leur existence, ils ne tardent pas à mourir, en contribuant à la formation du pus.

Ce pus est un liquide albumineux qui se distingue des exsudats inflammatoires par l'absence de fibrine; on admet que cette fibrine a été détruite au cours du processus inflammatoire par des ferments (Weigert) ou que cette fibrine n'a pu se former du fait de la présence de substances anticoagulantes.

On trouve dans le pus, parfois des microrganismes, mais toujours des corpuscules qualifiés de *globules du pus*. Ces globules immobiles, grenus, incolores, parfois chargés de graisse, sont munis d'un ou de plusieurs noyaux. Ce sont des élements détruits par le processus inflammatoire (toxines, matériaux nutritifs insufisants).

A côté d'eux, on trouve des éléments mobiles qu'il est aisé de reconnaître pour des leucocytes « Toutes les variétés de leucocytes peuvent se rencontrer dans un foyer inflammatoire. Le plus souvent ce sont surtout des polynucléaires, d'autres fois des gros mononucléaires ou des lymphocytes, plus rarement des éosinophiles. Les polynucléaires dominent dans les inflammations aiguës violentes. Les lymphocytes et les gros mononucléaires dans les inflammations plus lentes, subaiguës ou chroniques tendant à l'organisation et à la réparation. La polynucléose centrale de l'exsudat peut d'ailleurs faire place à la mononucléose » (Achard et Lœper).

A. Maximow (*Ziegler's Beitr.*, t. 48) a étudié expérimentalement l'histologie de la suppuration, et en particulier les leucocytes. Il a vu les polynucléaires devenir le siège de dégénérescences. On ne trouve que de rares éosinophiles et de rares basophiles (Sabrazès au contraire avait trouvé ces deux éléments en grand nombre dans un granulome). Quand s'atténue la virulence des staphylocoques et streptocoques que

l'auteur a choisis pour faire l'étude de la suppuration, des lymphocytes apparaissent en grand nombre. Au moment où le pus apparaît, du tissu de granulation se forme aux dépens des cellules conjonctives et des polynucléées qui s'hypertrophieraient et donneraient naissance à des mononucléées.

Mais les leucocytes ne sont pas seuls à former le pus, comme l'a cru Cohnheim; les cellules fixes interviennent (Virchow) et à côté d'eux, trouvent, dans le pus, plus ou moins méconnaissables, des débris cellulaires (noyaux, fibres conjonctives, fibres élastiques, segments, fibres musculaires, etc.).

Dans les tissus en voie de cicatrisation, comme la peau, on trouve fréquemment des leucocytes de types variés : dans l'épaisseur de l'épiderme, il m'est arrivé de trouver des éosinophiles, par exemple, en partie engagés dans le derme, en partie engagés dans l'épiderme. Ranvier suppose que ces éléments apportent aux cellules épithéliales de la cornée les éléments nutritifs (glycogène) indispensables aux épithéliums pour faire les frais d'une cicatrisation. On a même supposé que ces leucocytes peuvent se transformer en cellules épithéliales : mais c'est là une hypothèse gratuite et qui ne cadre pas avec ce que nous savons de la biologie des épithéliums.

Nous nous bornons à ces notions essentielles, et nous renvoyons pour les détails aux articles **Coagulation, Phagocytose, Cicatrisation.**

VI, — ORIGINE ET DESTINÉE DES LEUCOCYTES.

L'origine des éléments du sang, l'origine des leucocytes en particulier, est l'une des questions les plus controversées de l'histologie, et on discute encore pour savoir s'il existe une cellule d'origine commune aux globules rouges et aux globules blancs (Pouchet, F.-H. Muller) ou si les deux ordres de globules reconnaissent une origine indépendante (Löwit). Certains auteurs ont même soutenu que les globules rouges dérivent des globules blancs par dégénérescence hémoglobique (Rindfleisch, Gibson).

Les faits les mieux assis sur l'origine des leucocytes sont les suivants :

1° Les globules blancs apparaissent toujours chez l'embryon après les globules rouges ;

2° Les premiers globules blancs naissent dans le mésoderme et pénètrent ensuite dans les vaisseaux sanguins. Comment? on l'ignore;

3° Les leucocytes peuvent se multiplier dans le sang par division directe ou indirecte; c'est par karyokinèse qu'ils prennent toujours naissance dans les organes lymphoïdes;

4° Les leucocytes hyalins apparaissent toujours les premiers; les leucocytes granuleux se forment toujours en second lieu.

Cette constatation a donné lieu, sur la genèse des leucocytes, à deux hypothèses.

Löwitt, Gulland, Kanthack, etc., se sont ralliés à une conception unitaire que confirme Max Kollmann, conception qui peut se formuler d'un mot : toutes les variétés de leucocytes sont des *formes* qui dérivent l'une de l'autre.

Le point de départ de la lignée leucocytaire est représentée par le petit lymphocyte ou lymphoblaste qu'on trouve dans les organes lymphoïdes. Le lymphoblaste grandit et se transforme successivement en lymphocyte, puis en mononucléaire, et enfin en leucocyte neutrophile. Des neutrophiles ou fines granulations procèdent soit les acidophiles, soit les basophiles.

C'est l'étude des invertébrés qui paraît le mieux étayer cette conception qu'ont combattue Ehrlich, Denys et plus tard une série d'autres auteurs.

Pour Ehrlich et ses élèves, globules blancs hyalins et globules blancs granuleux sont deux catégories de leucocytes indépendantes l'une de l'autre : ce ne sont pas de simples formes de leucocytes; mais des espèces véritables, irréductibles l'une à l'autre, et qui reconnaissent une origine toute différente.

Les leucocytes hyalins (sève lymphatique) se forment dans les organes lymphoïdes, De la mitose des lymphoblastes résultent des lymphocytes qui grossissent pour se transformer en mononucléaires, capables de circuler dans le sang et de présenter les propriétés biologiques que nous avons reconnues au globule blanc.

Les organes lymphoïdes sont caractérisés par ce fait qu'ils sont formés de nodules arrondis (nodules lymphoïdes) follicules clos, très vacsulaires, isolés au sein des tissus, ou répartis au sein d'une nappe de tissu réticulé (ganglions). Ces nodules, dont le centre est parfois plus clair (centre germinatif) que la phériphérie, se reconnaissent, à faible grossissement, par leur aspect piqueté. A fort grossissement, ils sont formés de cellules étoilées, anastomosées en réseau; c'est dans les mailles de ce réseau que les lymphocytes qui trouvent là « un milieu relativement oxygéné » se divisent. Plus tard, ils gagnent soit le tissu conjonctif ambiant, soit les sinus ganglionnaires et les lymphatiques afférents du ganglion.

Retterer conçoit tout autrement la structure des follicules. Leur centre clair est occupé par une masse indivise de protpolasma transparent où sont semés des noyaux au repos ou en mitose (tissu conjonctif primordial de l'auteur). A mesure qu'on se rapproche de la périphérie du ganglion, on voit se développer autour du noyau une zone de protaplasma colorable (protoplasma chromophile) qui bientôt échange des anastomoses avec les zones périnucléaires des cellules voisines (tissu conjonctif réticulé à mailles pleines d'hyaloplasma); un réticulum élastique, très net chez le cobaye, se différencie même dans la partie chromophile du tissu. Enfin, à la périphérie du follicule, l'hyaloplasma se fluidifie; certains éléments restent unis les uns aux autres (tissu conjonctif réticulé à mailles vides) et se continuent avec le tissu réticulé du sinus; d'autres sont mis en liberté : ce sont les leucocytes. Les globules blancs résultent donc pour Retterer de la mise en liberté d'une partie des éléments du follicule.

Chez les Vertébrés, les organes lymphoïdes sont nombreux. Les uns prennent naissance dans le mésenchyme, à distance des épithéliums : tels sont les ganglions lymphatiques.

D'autres se forment au contact des épithéliums : tels sont les organes lymphoïdes édifiés sur le trajet du tube digestif (amygdales, thymus, plaque de Peyer, bourse de Fabricius). L'emplacement qu'occupèrent ces organes est marqué par un bourgeon épithélial; mais on discute encore sur le rôle de ce bourgeon dont la substance n'a pas manqué de frapper les observateurs.

Pour les uns (His, Stieda), l'ébauche épithéliale du thymus représente, comme l'organe de l'émail, une simple maquette qui sert de modèle à l'organe définitif : leucocytes et réticulum sont d'origine exogène. Le réticulum est d'origine conjonctive. Les leucocytes sont parvenus par immigration; les corpuscules de Hassal sont les derniers vestiges de l'ébauche épithéliale.

Pour Tourneux et Herrmann, Prenant, Hammar, le tissu épithélial s'est transformé en réticulum et en lymphocytes.

D'autres auteurs formulent des opinions mixtes. Le réticulum seul serait d'origine conjonctive (Schultze, van Eecke, Nussbaum, Maurer) ou épithéliale. Les lymphocytes seraient d'origine épithéliale (O. Scaultze, Maurer, Ghika) ou d'origine exogène (Schaffer, Ebner). Stohr soutient même que les soi-disant lymphocytes du thymus en voie de développement sont de véritables cellules épithéliales (thymocytes) et que c'est tardivement que s'effectue l'immigration des vrais leucocytes. Enfin, Schaffer et von Ebner admettent l'origine corticale de la portion centrale du thymus et l'origine conjonctive de la portion corticale de cet organe.

Les discussions qui se sont produites sur l'histogénèse du thymus se sont reproduites à propos des amygdales et des follicules clos annexés au tube digestif.

Stohr soutient que les bourgeons épithéliaux sont envahis par des leucocytes immigrés (substitution).

Prenant suppose que « l'ébauche épithéliale aurait pour rôle de diriger l'immigration des amœbocytes; les bourgeons épithéliaux primaires marqueraient la place aux leucocytes immigrants et assureraient ainsi la forme de l'organe lymphoïde esquissée d'abord en une ébauche épithéliale. Il suffirait alors d'admettre comme explication causale que ces bourgeons épithéliaux, par leur présence dans un milieu où ils sont presque par leur nature des corps étrangers, exercent sur eux une attraction, d'ordre chimiotactique, par exemple. »

Retterer est nettement transformiste. Pour lui les lymphocytes résultent de la transformation sur place des cellules épithéliales. Le leucocyte d'ailleurs reconnaîtrait

une origine variable ; c'est un élément tronqué qui a pris naissance au niveau d'un tissu variable (tissu conjonctif, tissu épithélial) et s'est libéré de ses connexions originelles.

Les leucocytes qu'on trouve parfois dans des vacuoles creusées dans une cellule épithéliale n'ont pas pénétré là par amiboïsme. Ils résultent de la prolifération et de la mise en liberté de certaines cellules épithéliales.

Davidoff a soutenu une opinion comparable. L'épithélium intestinal est souvent pourvu de deux noyaux. L'un demeure dans la cellule libre (noyau définitif), l'autre (noyau secondaire) devient le noyau d'un leucocyte qui quittera la cellule originelle pour pénétrer dans les tissus sous-jacents.

En somme, les globules blancs hyalins prennent naissance au niveau des organes lymphoïdes (organes lymphopoiétiques) et nous avons vu comment certaines surfaces épithéliales contribuaient à l'édification de ces organes.

La genèse des globules granuleux n'est pas entourée de moins d'obscurité. Voici comme certains comprennent l'origine des leucocytes granuleux.

Chez l'embryon humain jeune Horwitz a trouvé des éléments qui ressemblent au lymphocyte par leur taille (7 à 8 μ) et par leur gros noyau très chromatique. Ces leucoblastes constituent les 8/10 des éléments de la moelle.

A un certain moment ils grossissent, ils présentent un noyau globuleux muni d'un gros nucléole, et un protoplasma homogène, basophile. C'est là le myélocyte [homogène, la myélogomie de Benda, le myéloblaste de Nœgeli.

De cet élément procèdent de gros myélocytes qui se chargent de granulations éosinophiles, basophiles ou neutrophiles.

Ces gros myélocytes qu'on ne trouve dans le sang qu'à l'état pathologique se divisent (H. Muller) et donnent naissance à des éléments plus petits qu'on appelle petits myélocytes à granulations éosinophiles, basophiles ou neutrophiles, et qui présentent encore un noyau arrondi.

Ces petits myélocytes passent alors dans le sang ; leur noyau est contourné, parfois fragmenté : ce sont là les leucocytes granuleux.

En somme, Ehrlich distingue deux grandes espèces de leucocytes à l'aide de caractères fournis par la morphologie, la physiologie et l'histogénèse.

Les leucocytes *hyalins* sont caractérisés par un protoplasma transparent, par leur immobilité, par leur origine aux dépens des organes lymphoïdes.

Les leucocytes *granuleux* sont caractérisés par leur cytoplasma chargé de granulations albuminoïdes, par leurs propriétés amiboïdes, par leur origine dans la moelle osseuse.

Et si l'on observe des formes de passage entre les divers leucocytes hyalins, on ne trouve jamais de formes de transition entre les leucocytes hyalins et les granuleux ; il s'agit là d'espèces cellulaires.

Examinons s'il n'y a pas lieu de faire des réserves sur cette conception et sur les fondements qui ont servi à l'établir.

Michaelis et Wolf (1902) ont observé des grains dans les leucocytes hyalins des classiques, en particulier dans les lymphocytes : ce sont là les *azurgranula*. De son côté, Schridde (1905), en fixant dans la liqueur Muller formolée, en lavant, en traitant par l'acide osmique et en colorant par la méthode d'Altmann, a vu dans les lymphocytes des granulations bâtonnoïdes jaunâtres de taille intermédiaire entre les grains neutrophiles et les grains éosinopbiles.

Ehrlich a répondu à cette objection en disant qu'il s'agit là de grains solubles dans l'eau et qui représentent non point un fait de sécrétion, mais un produit de dégénérescence, indice de sénilité. — Mais on s'explique mal que des lymphocytes qui, de l'avis de tous, sont les formes jeunes des leucocytes, présentent déjà des stigmates de sénilité.

En second lieu, certains auteurs affirment que tous les leucocytes sont doués de propriétés amiboïdes (Wolf, Jolly, Wlassof) ; mais Ehrlich répond que les leucocytes hyalins à noyau rond ont des mouvements lents et peu accusés, et seulement dans les conditions vitales. On les observerait surtout quand il se produirait une invasion passive des tissus (par stagnation ou écoulement exagéré de lymphe. Les leucocytes granuleux à noyau irrégulier ont au contraire des mouvements rapides et très accusés. Ils sont les agents de l'invasion active des tissus. — Mais ces distinctions qu'admet

Ehrlich sont bien délicates : n'oublions pas que, si l'on invoque souvent la diapédèse, on ne l'a jamais observée directement que dans des conditions pathologiques, quand le péritoine demeure, par exemple, exposé à l'air pendant un temps prolongé.

Quant à la question d'origine, elle ne prête pas à moins de controverses.

Retenons tout d'abord qu'on observe des leucocytes granuleux chez les animaux tels que les Sélaciens qui n'ont jamais de moelle osseuse; qu'on en rencontre aussi chez les têtards de Batraciens avant que ces têtards ne possèdent de squelette osseux; et certains auteurs prétendent même que la moelle des os chez les Poissons osseux n'est jamais leucopoiétique.

Chez les Ichtyopsidés, tous les organes lymphoïdes, et ils sont nombreux, produisent des globules hyalins et des globules granuleux (A. Drzewina). Tels sont le rein dont le tissu réticulé a été signalé par Stannius (1846) et Leydig (1857), l'œsophage des Sélaciens (Cuvier), la valvule spirale des Cyclostomes, des Ganoïdes et des Sélaciens, le cœur des Ganoïdes tels que l'esturgeon (Valsalva), la couche corticale du foie des Poissons et des Amphibiens urodèles, la capsule cartilagineuse cranienne de l'esturgeon, le testicule de la raie et des Téléostiens. Mais il y aurait lieu de distinguer peut-être les organes où les leucocytes se forment aux dépens de cellules d'origine et les organes où, une fois formés, ces leucocytes sont capables de se multiplier par mitose : on ne dit pas que le sang des Mammifères est un organe leucopoiétique, parce qu'à son niveau les globules blancs peuvent s'y diviser par mitose. Il est de toute nécessité, pour affirmer qu'un organe est leucopoiétique, de constater la série des formes intermédiaires entre la cellule d'origine et la forme définitive du leucocyte considéré.

Chez les Mammifères, à l'état normal peut-être, à l'état pathologique certainement, les leucocytes granuleux peuvent se former ailleurs (rate) que dans la moelle osseuse et les leucocytes hyalins ailleurs que dans les organes lymphoïdes (Dominici).

Quant à la question de savoir si les divers leucocytes granuleux sont des espèces ou seulement des formes dérivées l'une de l'autre, elle a été résolue diversement. Arnold (1895), Hesse, Huschfeld (1898), Walgreen (1899), A. Drzewina (1905) pensent qu'on peut trouver dans une cellule plusieurs variétés de granulations; et Drzewina pense que les réactions histochimiques d'une même granulation varient suivant les fixateurs et les teintures mises en œuvre.

Tous ces faits nous obligent à n'admettre que sous réserves la conception d'Ehrlich.

Quoi qu'il en soit, il semble bien que les foyers de la leucopoïèse varient de siège avec les animaux considérés. Ces organes sanguiformateurs sont capables de former à la fois des hématies et des leucocytes (foie, moelle osseuse, mais les territoires destinés à la genèse des deux ordres de globules sanguins paraissent distincts.

Enfin, s'il existe un tissu leucoformateur normalement localisé surtout à la moelle et aux organes lymphoïdes, il semble bien que dans nombre de processus pathologiques ces deux territoires sont capables de produire simultanément des globules hyalins et des globules granuleux.

En résumé, les leucocytes prennent naissance dans des organes dits leucopoiétiques de même que les globules rouges dans des organes hématopoiétiques.

Les principaux organes leucopoiétiques se développent dans le mésenchyme (ganglions) ou au contact et même, ajoutent certains auteurs, aux dépens des épithéliums (follicules clos de l'amygdale, de l'intestin, thymus), bref partout où se forme du tissu réticulé.

Mais il est d'observation fréquente de voir le même organe former à la fois des globules rouges et des globules blancs (foie, rate, moelle osseuse, ganglions hémolymphatiques). En ce cas, les foyers leucopoiétiques sont tantôt nettement localisés (couche lymphoïde ou corticale) du foie des Batraciens, tantôt disséminés à côté des foyers hématopoiétiques. Ainsi, dans la moelle osseuse des Oiseaux il existe des massifs leucopoiétiques à côté de massifs hématopoiétiques: dans la rate, les globules blancs se forment dans les corpuscules de Malpighi, les hématies dans la pulpe rouge.

Enfin, il est de notion courante que les tissus qui produisent les éléments figurés du sang sont aussi les tissus au niveau desquels se détruisent ces éléments. Le fait est bien établi pour la rate,

Multiplication des leucocytes. — Une fois nés, les globules blancs peuvent se multi-

plier en des points variables de l'organisme. Ils se multiplient par division directe et par division indirecte.

En étudiant, le 12 novembre 1874, les cellules lymphatiques du sang de l'axolotl du Mexique, dans une chambre humide maintenue entre 16 et 18°, Ranvier a assisté à la division amitotique des leucocytes. Le noyau, après avoir émis des bourgeons irréguliers, transitoires, s'étrangle, puis se divise. Les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre ; le protoplasma qui les réunit s'étire et finit par se rompre. L'existence de l'amitose a été confirmée par Flemming, Arnold.

Quant à la division indirecte, elle s'observe aisément dans les organes lymphoïdes, tels que la couche corticale du foie des urodèles. Flemming et H. F. Muller l'ont reconnue aussi dans les myélocytes, le sang leucémique (Flemming) de l'homme. Il ne semble pas que les leucocytes du sang normal puissent se diviser dans le sang par voie karyokinétique.

Destinées des leucocytes. — Les destinées des leucocytes sont éminemment variables, et nombre d'entre elles sont hypothétiques, faute d'avoir été contrôlées directement. Nous ignorons, par exemple, si les leucocytes inclus dans l'épaisseur d'un épithélium sont destinés à être éliminés dans les voies digestives ou à rentrer dans le tissu conjonctif et dans le sang.

Nous savons cependant que nombre de globules blancs diapédésés sont appelés à se transformer en globules de pus et à s'éliminer pathologiquement à la surface de nos muqueuses (bronchites, coryza, etc.).

Les leucocytes de l'huître verte, dit Prenant, « transportent au foie les grains de la matière colorante (marronnine) qu'ils ont prises aux cellules épithéliales (Carazzi) : c'est là une *phagocytose assimilatrice.* Chez les sangsues, des amibocytes excrétophores emportent vers la peau, où ils sont attirés par l'oxygène de l'air, les produits de déchet de l'organisme et du pigment, et les éliminent à la surface du corps (Graf) : c'est une *phagocytose éliminatrice.*

Celle-ci est fréquente tout le long du tube digestif des Vertébrés, au niveau de l'amygdale, de l'œsophage, des follicules clos de l'intestin, de l'appendice iléo-cæcal, etc. Dans tous ces points, les amibocytes, chargés des substances inertes ou nocives qu'ils ont englobées, pénètrent dans l'épithélium et tombent dans la cavité intestinale. C'est une excrétion véritable : le leucocyte tout entier forme le corps excrété. Un autre sort attend certains amibocytes! Ils peuvent subir des dégénérescences variées et une régression totale suivie de leur phagocytose par des leucocytes plus jeunes et plus vigoureux.

Chez les Amphibiens, des leucocytes, tant hyalins qu'acidophiles, peuvent se charger de pigment et se transformer en chromatocytes. Ces éléments « sont souvent de forme arrondie tant qu'ils sont intravasculaires et circulants »; ils sont polyédriques et se tassent les uns contre les autres dans la couche lymphoïde du foie; ils sont étoilés et très longs quand ils relient entre eux deux îlots lymphoïdes (Prenant). Voilà donc un exemple de transformation de leucocyte en cellule pigmentaire.

Les *Mastzellen* qu'on trouve dans les tissus, le long des vaisseaux sanguins, proviendraient de leucocytes basophiles diapédésés.

En déposant dans le sac lymphatique dorsal d'une grenouille un morceau de moelle de sureau, Arnold a trouvé au bout de quelque temps les cavités de la moelle totalement remplies de leucocytes tassés les uns contre les autres à la façon de cellules épithéliales ou fusionnés de manière à former une ou plusieurs cellules géantes.

Ranvier admet que les globules blancs peuvent se fixer sur les membranes péritonéales, entre les cellules endothéliales; les globules blancs seraient reconnaissables à leur aspect granuleux, et c'est à ces éléments que l'auteur attribue la fénestration de l'épiploon.

Arnold, Metchnikoff pensent que les leucocytes peuvent se transformer en cellules fixées de tissu conjonctif « et il n'est pas de cellules de ce tissu qu'on n'ait supposées dériver de globules blancs fixés ». Certaines cellules interstitielles du testicule proviendraient, chez le cheval, de leucocytes fixés (Bouin et Ancel).

Renaut pense que les leucocytes, en pénétrant dans les tubercules fibreux, peuvent remanier ce tissu et le transformer en tissu réticulé, mais il est inutile de transcrire

toutes les destinées, qu'à tort ou à raison, on a prêtées, plus ou moins gratuitement, au leucocyte. Bornons-nous à rappeler seulement celles qui ont été le mieux étudiées.

Il existe dans les membranes péritonéales du triton d'énormes éléments (1 millimètre) fusiformes ou arborisés, pourvus d'un noyau clair et d'un corps cellulaire, sinueux, fait de segments irréguliers, alternativement renflés et amincis. Ce sont là les clasmatocytes qui s'effritent en abandonnant dans la séreuse des parties de leur cytoplasme et ces clasmatocytes des Batraciens seraient des *Mastzellen* de forme spéciale.

Chez les Mammifères, ces clasmatocytes sont petits; ils sont individualisés par un noyau massif, allongé, irrégulier; le cytoplasme est porteur de prolongements latéraux ou terminaux qui sont grenus et réfringents. Ces prolongements ne s'anastomosent jamais. Ces clasmatocytes s'observent dans le péritoine à côté de *Mastzellen* et des *Plasmazellen*, dont ils se distinguent aisément.

Or ces clasmatocytes sont des leucocytes transformés et, dans certaines conditions, ils font retour à leur forme initiale.

En chauffant, pendant 1 heure, à 25° la lymphe péritonéale d'une grenouille, Ranvier détermine l'apparition de clasmatocytes.

En provoquant, à l'aide du nitrate d'argent, une péritonite expérimentale, le même auteur voit tous les clasmatocytes disparaître de la séreuse péritonéale.

Leucocyte et clasmatocyte sont donc des éléments « intertransformables ».

Ce qui frappe dans l'histoire du leucocyte, c'est sa résistance; et ce fait que son existence est en quelque sorte indépendante de celle de l'organisme dont il fait partie.

Déjà Davaine, en 1850, comparait le leucocyte aux protozoaires, Lieberkühn (1854) faisait de lui une sorte d'animalcule parasite : c'est cette idée que reprennent J. Renaut et Gulland. Renaut remarque en effet que le leucocyte jouit d'une véritable individualité, comparable à celle des organismes monocellulaires. « Qu'est-ce que le leucocyte? » se demande Gulland. A cela je répondrai que le leucocyte est un organisme monocellulaire, qui, au milieu des tissus du Vertébré, garde le caractère et les mœurs d'un Protozoaire. Il mène une existence indépendante de celle de l'organisme dont il est l'hôte », de l'organisme aux dépens duquel il vit et auquel en revanche il rend d'incessants services (symbiose).

Né de l'organisme, il s'en sépare donc de plus en plus, et il acquiert une résistance qu'on ne trouve dans aucun autre élément. Il peut vivre dans le sang aussi bien que dans les tissus. Il peut vivre dans l'organisme, aussi bien qu'en dehors de l'organisme auquel il appartient. Il résiste aux centrifugations répétées, aux changements de milieu qu'on lui impose, et, dans ces milieux nouveaux pour lui, il garde ses propriétés originelles : il est capable de se mouvoir et d'exercer sa fonction phagocytaire.

BRANCA.

LEUCODRINE. — Principe amer de feuilles de *Leucodendron concinnum* dextrogyre. Elle donne un dérivé diacétylé $C^{15}H^{8}O^{8}$ ($C^{2}H^{3}O^{8}$).

LEUCOMAINES (V. **Ptomaïnes**).

LEVURES (V. **Fermentation**).

LIGNINE ($C^{18}H^{24}O^{10}$). — Substance qu'on a identifiée avec l'hydrocellulose (V. Lange, *Zur Kenntniss des Lignins*, *Z. p. C.*, 1889, xiv, 15 et 217).

LIGULINE. — Substance colorante rouge que Nicklès (*Journ. de pharm. et de chimie*, xxxv, 328) a extraite des baies mûres du troène (*Ligustrum vulgare*). Des feuilles du même arbre on a extrait une substance amère, la ligustrine, identique à la syringine.

LIMACINE. — Nom donné par Braconnot (*Ann. de chim. et de phys.*, (3), x, 319) à une substance albuminoïde (?) extraite de la limace (?).

LIMONINE $C^{42}H^{50}O^{13}$ (?). — Principe amer cristallisable qu'on a trouvé dans les pépins des oranges et des citrons.

LIPASES. — On désigne sous le nom de *Lipases* les ferments solubles capables d'hydrater les graisses en les dédoublant en acides et en glycérine. Ce nom de lipase a été étendu aux ferments capables de saponifier tous les glycérides, et en général tous les éthers.

On voit donc que cette action est une action d'hydratation analogue à celle des amylases, de la sucrase; elle en diffère essentiellement par la nature des produits de dédoublement formés exclusivement dans le cas de la lipase par un acide et par un alcool.

Les éthers, mis en présence d'eau, se saponifient déjà plus ou moins rapidement; le rôle du ferment est donc surtout celui d'un accélérateur de la réaction; mais celle-ci est limitée; en effet la réaction inverse de recombinaison de l'acide et de l'alcool tend à se produire et est favorisée par le même ferment dès que la teneur en acide atteint une certaine valeur. Il s'établit donc forcément un équilibre entre l'éther et ses produits de dédoublement, tandis que pour l'amylase, la sucrase, la réaction inverse n'a pas encore été mise en évidence.

La lipase est un ferment très répandu; presque tous les tissus ou liquides animaux en renferment; on a pu également la déceler dans les liquides de sécrétion d'un grand nombre de plantes, mais elle semble n'y exister qu'en quantité très faible; au contraire, le suc pancréatique est le liquide connu le plus riche en lipase; c'est donc sur lui qu'ont porté les principales expériences, et c'est par son étude que nous commencerons.

PANCRÉATICO-LIPASE.

Le pouvoir saponifiant du suc pancréatique a été découvert par CL. BERNARD[1]. Il est précédé d'une action émulsive persistante qui se maintient même en milieu acide et qui favorise singulièrement l'action saponifiante.

Le suc pancréatique étant alcalin, le mélange de graisse neutre et de suc est d'abord alcalin lui-même, mais l'alcalinité diminue bientôt et est remplacée par une acidité croissante.

BERTHELOT[2] montra que la monobutyrine, que la graisse de porc sont dédoublées *in vitro* par le suc pancréatique : il put isoler l'acide gras et la glycérine provenant de cette réaction. CLAUDE BERNARD montra en outre qu'après l'ablation ou la destruction du pancréas les matières grasses ne sont plus digérées et passent dans les fèces, mais — chose bizarre après ces expériences, — il admit que dans l'intestin le pouvoir saponifiant du suc pancréatique était très faible et que ce suc concourt à la digestion des graisses presque uniquement par son pouvoir émulsif.

Ces expériences ont toutes été faites sur le suc pancréatique total. BOUCHARDAT et SANDRAS[3] dès 1845 avaient les premiers annoncé que la macération de pancréas renfermait une substance précipitable par l'alcool, possédant des propriétés analogues à la diastase salivaire, à laquelle ils donnèrent le nom de pancréatine, et qu'ils considérèrent comme le principe actif du suc pancréatique. Enfin, DANILEWSKI et KUHNE[3] séparèrent de la pancréatine trois ferments spécifiques, dont celui qui nous occupe, auquel ils donnèrent le nom de stéapsine.

Préparation. — La lipase est extrêmement instable et n'a pu être obtenue à l'état de pureté; par les procédés de séparation que nous allons indiquer, la majeure partie de l'activité lipasique disparaît, ce qui explique que presque toutes les expériences ont porté sur le suc pancréatique brut. Quelques tentatives ont cependant été faites pour

1. CL. BERNARD, *Comptes rendus*, 19 février 1849, XVII, 108. Mémoire sur le pancréas et sur le rôle du suc pancréatique dans les phénomènes digestifs, particulièrement dans la digestion des matières grasses neutres (1856).

2. BERTHELOT, *Ann. phys. chim.*, 1854, XVI, 216.

3. DANILEWSKI et KUHNE, *Virchow's Arch.*, XXV, 279.

isoler ce ferment, ou tout au moins le séparer des ferments protéolytique et amylolytique que renferme le suc pancréatique.

Hufner[1] le premier, en traitant le tissu du pancréas, d'abord par l'alcool absolu, puis, après expulsion de celui-ci, par la glycérine, a obtenu une solution qui, précipitée par l'alcool, donnait une substance blanche, amorphe, qui hydratait les graisses, l'empois d'amidon et les matières albuminoïdes.

Paschutin[2] a démontré l'indépendance des trois ferments en épuisant le tissu du pancréas par diverses solutions salines : le chlorure de sodium, le chlorate de potassium, le sulfate de magnésium dissolvent les trois ferments; au contraire, le bicarbonate de sodium, mélangé d'un peu de carbonate neutre, ne dissout que la lipase.

Loewenhart[3] la prépare en broyant des pancréas frais de bœuf, de porc ou de chien, avec du sable sec, puis reprend par 10 fois leur poids d'eau. L'extrait filtré sur le drap, est additionné de 20 p. 100 d'une solution saturée d'acétate d'urane, puis on neutralise au tournesol avec quelques gouttes d'une solution saturée de carbonate et de phosphate de sodium.

On ajoute alors 5 cc. d'une solution saturée de phosphate de soude pour chaque centimètre cube d'extrait employé. On centrifuge le précipité formé, et on le laisse sécher complètement dans un courant d'air, en l'aspergeant de soluène pour en prévenir la putréfaction. Le précipité bien sec est broyé au mortier, épuisé à froid au soufflet, puis on le sèche de nouveau à l'air. Le précipité ainsi obtenu est d'activité variable dans les diverses préparations; mais il conserve son activité à l'état sec.

D'après Hansik[4], un extrait de suc pancréatique peut donner, par extraction avec la glycérine, une solution de lipase qui conserve ses propriétés lipolytiques même après filtration sur une bougie Chamberland. Au contraire, d'après Berzeller[5], une solution de lipase filtrée est retenue par un filtre de porcelaine, tandis qu'elle traverse fort bien un filtre en papier. Berzeller en conclut que la saponification des graisses par la lipase est une réaction « hétérogène », qu'à aucun moment la lipase n'est réellement dissoute; il estime que la grosseur de la particule doit être comprise entre 0 μ,2 et 2 μ.

Propriétés physiques et chimiques. — Comme nous l'avons dit, les réactions de la lipase ont été étudiées, non sur des solutions pures ou au moins purifiées, mais sur le suc pancréatique brut. La lipase paraît insoluble dans l'eau; elle est en effet retenue par des filtrations répétées sur le papier. Elle est absorbée par le collodion[6]. Elle est dissoute ou plutôt mise en suspension dans une solution aqueuse de glycérine ou dans l'éther où l'on a dissous de la matière grasse[7]. Aussi la lipase ne dialyse-t-elle pas[8].

Comme toutes les enzymes, la lipase a une température optima qui paraît différente pour les lipases des différentes origines; celle qu'on extrait du pancréas est située entre 35 et 55°[9], mais elle agit encore notablement à 0°[10]. Au-dessus de 55° la lipase est rapidement détruite, plus vite en milieu acide qu'en milieu alcalin; toutefois, à l'état sec, il faut atteindre une température de 120° pour réaliser sa destruction totale.

De même, quand on dessèche avec précaution du pancréas, sans dépasser 40-50°, on constate qu'il a perdu moitié de son pouvoir lipasique. Celui-ci ne change plus si l'on chauffe la poudre desséchée ainsi obtenue à 80-100°. A 120° au contraire, la poudre sèche devient complètement inactive[11].

Rosenheim[12] a constaté qu'en filtrant à plusieurs reprises sur le papier la lipase pancréatique, on peut la dédoubler en 2 fractions inactives : la lipase proprement dite

1. Hufner, *Journ. f. praktische Chemie*, 1872, V, 372.
2. Paschutin, *Arch. Anat. und Physiologie*, 1873, 382.
3. Loewenhart, *Journ. of biol. Chemistry*, 1907, II, 460.
4. Hansik, *Zeitschrift für physiol. Chem.*, 1911, 238.
5. Berzeller, *Biochem. Zeitschr.*, 1911, XXXIV, 170.
6. P. Muller, *Wien. Akad.*, 1905, CXIV, 1.
7. Taylor, *Journ. of biolog. Chemistry*, II, 87, 1906.
8. Starkenstein, *Biochem. Zeitschr.*, 1910, XXIV, 214.
9. Slosse et Limboch, *Arch. int. phys.*, VIII, 432, 1909.
10. Visco, *Accad. Lincei*, 1910, XIX.
11. Choay, *Journ. pharm. et chim.*, 1910, 10.
12. Rosenheim, *Journ. of physiol.*, 1910, 40.

et le co-enzyme. Par le mélange des 2 portions, on obtient un liquide qui recouvre l'activité lipasique initiale. Le co-enzyme dialyse, est thermostable, soluble dans l'alcool dilué, mais non dans l'alcool absolu ou dans l'éther. Le sérum active à un haut degré la lipase devenue inactive par séparation du co-enzyme.

Du reste, la bile a une action activante des plus manifestes sur l'action lipolytique du suc pancréatique. Cette action, entrevue jadis par Cl. Bernard, a été mise au point par les travaux de Bruno [1], Hewlett [2], Magnus [3], Engel [4], Kuttner [5], von Furth et Schütz [6], Loewenhart et Sounder [7], Donath [8], Terroine [9], Korentschewsky [10]. Cette action, d'abord attribuée à la lécithine, appartient nettement aux sels biliaires. Elle est considérable, puisque la bile peut activer jusqu'à 14 fois l'action du suc pancréatique; la concentration optimum varie avec le corps à dédoubler; pour l'huile d'olive, elle est de 2 à 4 p. 100, tandis qu'elle n'est que de 0,1 p. 100 de sels biliaires pour le dédoublement des éthers.

Cette action activante a lieu, non pas parce que les sels biliaires interviennent dans la réaction chimique de dédoublement, mais par une activation sur le suc pancréatique (Donath, Terroine). Aussi peut-on admettre dans ce suc l'existence d'un zymogène inactif fournissant de la lipase par l'action des sels biliaires. L'activité n'est pas la même pour les éthers et les graisses, et dépend surtout de la nature des acides mis en liberté, elle porte surtout sur la vitesse de la réaction, mais aussi sur l'état final, la quantité d'acide mis en liberté étant plus grande en présence des sels biliaires.

Les sels biliaires ne sont pas seuls à provoquer cette activation. Donath a montré que la lipase, inactivée par chauffage à 63°, est réactivée par le sérum de cheval. Au contraire, chauffée à 77-80°, elle devient paralysante pour une solution active de lipase. Il en conclut qu'elle naît d'un zymogène inactif et se compose d'une partie thermolabile et d'une partie thermostable. D'après Rosenheim et Schaw [11], les substances hémolytiques accélèrent l'action de la lipase, tandis que la cholestérine la retarde. Enfin la kinase a aussi une action accélérante, mais un peu moindre que celle des sels biliaires. Quant au mélange de kinase et d'un sel biliaire, il a une action bien supérieure à celle des deux substances prises séparément.

Au contraire, la présence de la lécithine ne modifie pas l'activité du suc pancréatique [12].

La quantité de lipase diminue progressivement dans le suc pancréatique; le suc humain [13] recueilli par une fistule ne renfermait plus de lipase le 3e jour. Visco a vu l'activité lipasique disparaître en quelques jours à la température ambiante, en quelques heures à 40° [14].

Enfin Terroine [15] a montré que la pancréatine digère la lipase, et que celle-ci est protégée contre l'action de la pancréatine par addition d'albumine.

Action sur les graisses. — Nous avons vu plus haut que Cl. Bernard avait établi que le suc pancréatique a sur les graisses une double action émulsivante et saponifiante, et que Berthelot avait pu séparer avec certitude les acides gras, et soupçonner la glycérine dans les produits de ce dédoublement.

Les matières grasses les plus diverses sont ainsi saponifiées. Lewkowitsch et Mac Leod [16] ont montré que l'extrait de pancréas saponifie l'huile de graine de coton et le lard dans une proportion de 47 à 84 p. 100.

1. Bruno, *Arch. des Sc. biolog. St-Pétersbourg*, 1899, 114.
2. Hewlett, *J. Hopkins Hospital Proc.*, 1905, XVI, 20.
3. Magnus, *Zeitsch. phys. Chem.*, 1906, 376.
4. Engel, *Beitr. Chem. Phys. und Path.*, 1905, VII, 77.
5. Kuttner, *Zeitsch. phys. Chem.*, 1907, 472.
6. Von Furth et Schütz, *Beitr. Chem. phys. und path.*, 1906, 28.
7. Loewenhart et Sonder, *Journ. Biol. Chem.*, 1906, 415.
8. Donath, *Beitr. Chem. phys. und path.*, 1907, 340.
9. Terroine, *B. B.*, 1910, 439-518-666-754.
10. Korentschewsky, *Ann. Sc. biol. St-Pétersbourg*, 1911, XVI, 271.
11. Rosenheim et Schaw Mackenzie, *Proc. phys. Soc.*, 1910, 8 et 12.
12. Kaladakoff et Terroine, *B. B.*, 1907, 372.
13. Sterbutchew, *Arch. russes de pathologie*, 1897, IV, 1.
14. Visco, *Comptes rendus Accad. Lincei*, 1910.
15. Terroine, *B. B.*, 1908, 329.
16. Lewkowitsch et Mac Leod, *Proc. Roy. Soc. London*, 1903, LXXII, 47.

La réaction a lieu en tous milieux, de préférence en milieu alcalin; toutefois Terroine[1] a pu montrer que l'action, notable en milieu neutre, diminue continuellement si l'on ajoute un acide. Au contraire, si l'on ajoute un alcali, elle passe par un maximum, au delà duquel l'action de l'alcali est retardante.

Les acides gras et les savons formés pendant la saponification ont une action retardatrice sur l'hydrolyse; au contraire, la glycérine l'accélère, fait en opposition avec ce que nous connaissons de l'action des produits de décomposition sur les fermentations diastasiques. Les électrolytes, en particulier le fluorure de sodium, retardent le dédoublement d'autant plus qu'ils sont plus concentrés, mais sans que l'on y trouve aucune action spécifique[2].

En l'absence de toute substance ajoutée artificiellement, l'action de la lipase pancréatique suit la loi de Schutz Borisoff, c'est-à-dire que la quantité de graisse saponifiée est proportionnelle à la racine carrée de la quantité de ferment ajoutée[3].

Action de la lipase sur la lécithine. — Bokay annonça, en 1873[4], que le suc pancréatique dédouble la lécithine en acide phospho-glycérique, névrine et acides gras.

Cette réaction fut confirmée par de Politis[5], Hasserbroek[6], Clementi[7], ce dernier ayant principalement expérimenté à l'aide de la lipase du suc entérique. Schumoff-Simanowski, Sieber et Peter Bergele[8], dès 1901, mirent en doute ce dédoublement, qui fut infirmé par les expériences de Stassano et Billon, Slowzoff[9] et finalement de Kalaboukoff et Terroine[10]. En réalité, quand la lécithine est pure, elle ne paraît pas attaquée par le suc pancréatique à 40°, même en présence des sels biliaires.

Action sur les éthers. — Les lipases ont la propriété générale de saponifier un très grand nombre d'éthers. Cl. Bernard et Berthelot l'ont établi pour les glycérides. Hanriot[11] a montré que c'était un véritable réactif de la fonction éther; seuls les éthers de divers acides minéraux, bromures, iodures, azotates, sulfocyanates, résistaient à son action. Dans le cas des acides gras normaux, il a trouvé que le nombre de molécules d'acide mises en liberté décroît avec le poids moléculaire de l'acide. Ainsi une même quantité de lipase met dans les mêmes conditions en liberté 41 molécules d'acide formique, 17 d'acide acétique, 9 d'acide propionique, 7 d'acide butyrique.

Morel et Terroine ont étendu ces recherches à un grand nombre d'éthers. Ils ont montré que l'intensité du dédoublement varie considérablement suivant les éthers: elle dépend, tant de la nature de l'alcool que de celle de l'acide; les éthers de deux acides ou de deux alcools isomères sont très inégalement dédoublés, l'avantage étant toujours aux composés normaux[12].

Les mêmes auteurs, étendant leurs recherches aux glycérides tri-acides, ont trouvé que l'action diastasique va en croissant; depuis la triacétine jusqu'à la trilaurine, et décroît au delà. Chose imprévue, les éthers que l'on trouve dans l'alimentation habituelle sont à peine attaqués par le suc pancréatique. Enfin, si l'on considère les éthers mono, di et trisubstitué de la glycérine par un même acide, on constate que les éthers trisubstitués sont les plus aisément dédoublables, puis les di, puis les mono. Remarquons enfin que l'hydrolyse par l'eau seule ou par les acides des mêmes éthers ne suit pas une loi analogue.

Hantsch avait constaté la saponification de l'éther acétique additionné de bile : le mucus de celle-ci étant précipité par l'acide acétique qui prend naissance.

1. Terroine, *B. B.*, 1910, 404.
2. Terroine, *Bioch. Zeitsch.*, 1910, 404 et 429.
3. Engel, *Beitr. Chem. Phys. u. Path.*, 1905, VII, 77.
4. Bokay, *Zeitsch. phys. Chem.*, 1, 157.
5. De Politis, *Z. B.*, 1884, XX, 193.
6. Hasserbroek, *Zeitsch. phys. Chem.*, 1888, XXII, 148.
7. Clementi, *Arch. di fisiol.*, 1910, VIII, 399.
8. Schumoff-Simanowski et Sieber, *Zeitsch. phys. Chem.*, 1906. 50.
9. Slowzoff, *Beitr. Chem. Phys. und Path.*, 1906, 508.
10. Kalaboukoff et Terroine, *B. B.*, 1909, 176.
11. Hanriot, *Archives de physiologie*, 1898, 805.
12. Morel et Terroine, *B. B.*, 1908, II, 377 et 1909, I. 163; II, 272.

Baas [1] a constaté le dédoublement par le suc pancréatique des salicylates d'éthyle et de méthyle et de la salicylamide.

Rôle de la lipase pancréatique dans l'organisme. — Les données précédentes se rapportent toutes à l'action *in vitro* du suc pancréatique sur les matières grasses. Mais de nombreuses expériences ont permis d'établir son rôle dans l'organisme. Presque toutes ont porté sur des chiens, quelques-unes sur des lapins; toutefois Glaessner [2], Terbutcheff, ont pu opérer sur du suc pancréatique humain, recueilli par une fistule.

Bérard et Colin [3] admettent que la digestion des graisses a lieu, même en l'absence du suc pancréatique. Ayant pratiqué une fistule pancréatique, ils constatèrent que le contenu du canal thoracique contenait de la graisse, dans la proportion des 4/5 de ce qu'a donné une vache témoin, soumise à la même alimentation.

Schiff [4], répétant l'expérience de Cl. Bernard, remarqua que l'inflammation, produite par l'injection de graisse dans le canal pancréatique, s'étend au canal cholédoque et que, par suite, la bile n'arrive plus librement dans l'intestin; il modifia donc la technique de Bernard en injectant, dans le canal pancréatique, de la paraffine sur laquelle le suc pancréatique est sans action. Les animaux ainsi traités mangeaient bien et digéraient complètement 120 à 150 grammes de graisse par jour.

Baldi [5], ayant extirpé le pancréas à des chiens, les alimenta avec de la viande non dégraissée, Il constata que les fèces renfermaient une grande quantité de graisse, tandis que des chiens dépancréatisés soumis au jeûne, ou des chiens normaux alimentés avec la viande grasse, ne présentaient que peu de graisse dans leurs excréments. Il en était de même chez des chiens où l'on empêchait l'arrivée de la bile dans l'intestin.

Lombroso [6] montra que la ligature des canaux pancréatiques ne conduit pas au même résultat que l'ablation du pancréas au point de vue de l'absorption des graisses alimentaires. Chez les chiens dépancréatisés elle fait apparaître une quantité de graisse dans les excréments égale à celle introduite par l'alimentation, tandis que la ligature des conduits pancréatiques permet encore l'absorption d'une quantité de graisse un peu inférieure à la normale. Lombroso a constaté que, dans ce cas, le suc entérique du chien atteint un pouvoir lipolytique élevé, grâce auquel la digestion des graisses peut être effectuée. Dans une dernière série d'expériences, Lombroso a même vu, chez des chiens dépancréatisés, l'excrétion de graisse être supérieure à l'ingestion. Il admet que dans ce cas l'intestin peut sécréter de la graisse. Dès lors il est difficile d'affirmer qu'il ne peut y avoir en même temps absorption d'une certaine quantité de graisse.

Visentini [7] a confirmé que si l'on empêche le suc pancréatique d'arriver à l'intestin, soit par ligature du canal, soit par son oblitération par injection, l'animal perd de 60 à 80 p. 100 de la graisse alimentaire par ses excréments. Cette matière grasse est formée presque exclusivement de graisses neutres et d'acides gras, et ne renferme pour ainsi dire pas de savons.

Il suffit même qu'il reste un fragment du pancréas (Gigante) [8], ou que l'on ait greffé un morceau de pancréas sous la peau (Jansen) [9], pour que l'absorption des graisses alimentaires puisse encore se faire dans la proportion de 80 p. 100. Si l'on enlève le fragment ainsi greffé, la quantité de graisses rejetées par les excréments augmente considérablement. Il faut donc admettre que le pancréas sécrète une lipase qui, dans le cas d'oblitération des voies naturelles est résorbée et peut être excrétée avec les autres sucs digestifs. C'est ainsi que Benech et Guyot [10] ont constaté l'activité lipasique du

1. Baas, *Jahresber. der Thierchemie*, 1875, 179; — *Zeitsch. phys. Chem.*, 1890, 416.
2. Glaessner, *Zeitsch. phys. Chim.*, 1904, 465.
3. Bérard et Colin, *Bull. de l'Acad. de médecine*, 1856, 859.
4. Schiff, *Jahresb. d. Thierchemie*, 1872, 222.
5. Baldi, *Arch. ital. di biol.*, 1897, 255.
6. Lombroso, *Arch. sc. med.*, 1904, 141; — *Ac. des Sc.*, Turin, 1904, 153; — *B. B.*, 1904, 70-76.
7. Visentini, *Arch. di fisiol.*, Florence, 1905, 144.
8. Gigante, *Arch. di farmac.*, 1911, 115.
9. Jansen, *Zeitsch. pharm. Chem.*, 1911, 158.
10. Benech et Guyot, *B. B.*, 1903, 714 et 994.

suc gastrique, et que Loeper et Esmonnet[1] ont montré que la lipase pancréatique s'absorbe dans l'intestin grêle, et qu'elle peut passer, quoique difficilement, à travers le rein.

Nencki[1] et plusieurs de ses élèves ont abordé d'une autre façon le rôle saponifiant du suc pancréatique dans le tube intestinal. Il administrait à des chiens de la tribenzoïcine, avec l'espoir d'évaluer la quantité dédoublée dans l'intestin par le dosage de l'acide hippurique passant dans les urines. Il évalue la proportion dédoublée à environ 60 p. 100.

Le dédoublement du benzoate de phényle s'effectue dans les mêmes conditions, mais plus complètement, soit dans l'intestin, soit *in vitro*. Au contraire, l'ingestion du benzoate de résorcine ne fait pas apparaître un excès d'acide hippurique dans l'urine.

Hédon et Ville[2], en dosant les graisses dans les fèces : 1° de chiens dépancréatisés ; 2° de chiens avec fistule biliaire ; 3° de chiens dépancréatisés ayant une fistule biliaire, constatèrent que chez les premiers, le dédoublement des graisses s'opère avec énergie, que chez les seconds la graisse alimentaire saponifiée peut atteindre 64 p. 100 de la graisse ingérée. Chez les derniers, le dédoublement devient très faible ; il peut cependant encore atteindre 10 p. 100.

Pour compléter ces résultats, Hédon dosa la graisse absorbée en nature dans le chyle recueilli par une fistule du canal thoracique. Chez les animaux des deux premières catégories, le chyle est lactescent et contient de 2 à 3 p. 100 de la graisse alimentaire. Au contraire, chez les chiens à qui on supprime à la fois la bile et le suc pancréatique, le chyle est à peine louche et ne renferme que des traces de graisses. Le foie et le pancréas ont donc une importance analogue dans la digestion des graisses.

SÉROLIPASE.

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le voir à plusieurs reprises, la lipase a été signalée en bien des endroits de l'organisme autres que le pancréas et le suc pancréatique : estomac, intestin, ganglions lymphatiques (Poulain)[3], globules blancs (Marie et Fressinger)[4], mais il n'a pas été établi si ces lipases étaient ou non identiques avec la lipase pancréatique.

Il existe au contraire dans le sang une lipase distincte, la sérolipase découverte par M. Hanriot[5], pour laquelle Arthus a proposé le nom de monobutyrinase[6]. Son action sur les éthers et les graisses, et son rôle dans l'organisme ont donné lieu à de longues discussions avec Doyon et Morel[7]. Par bien des caractères, elle se distingue de la pancréaticolipase. Si en effet on prépare deux solutions ; l'une, de sérum, l'autre, de suc pancréatique, telles qu'elles décomposent la même quantité de butyrine à la même température en milieu neutre, on pourrait dire qu'elles renferment la même quantité de ferment. Dans ce cas, en variant les conditions de température et d'activité du milieu, le parallélisme d'action entre les deux solutions devrait subsister ; or il n'en est rien, comme le montrent les chiffres suivants :

	Suc pancréatique.	Sérum.
Activité en milieu alcalin (0,2 CO^3Na^2 par litre)	23	22
— neutre —	9	16
Activité en milieu neutre à 15°.	20	22
— 30°.	20	30
— 42°.	22	42

1. Lœper et Esmonnet, *B. B.*, 1908, 188 et 310.
2. Nencki, *A. P. P.*, 1886, 367.
3. Hédon et Ville, *Arch. phys. norm. et path.*, 1897, 621.
4. Hanriot (M.), *B. B.*, 1902, 182, 655, 977 et 1903, 723 et 1068.
5. Hanriot et Camus, *B. B.*, 1897.
6. Poulain, *B. B.*, 1901.
7. Arthus, *Journ. physiol. et path.*, 1902.
8. Doyon et Morel, *B. B.*, 1902 ; 498, 614, 784, 1524 ; — 1903, 682, 982, 1209.

Ces réactions différencient la pancréaticolipase de la sérolipase. Au contraire, les sérums des divers animaux semblent renfermer la même lipase, car leur action varie proportionnellement quand les conditions extérieures changent. Enfin la sérolipase se différencie par son défaut d'activité sur les éthers à poids moléculaire élevé et par son manque d'activation par les sels biliaires, mais elle a, avec le ferment pancréatique, ce caractère commun de saponifier rapidement la plupart des éthers.

Hanriot a proposé, pour la recherche des lipases en général, l'emploi d'une solution à 1 p. 100 de butyrine; on ajoute à 10 centimètres cubes de cette solution 1 centimètre cube du liquide à essayer; on ajoute de la phtaléine et on neutralise exactement le liquide, puis on met à l'étuve à 25° pendant 20 minutes. Au bout de ce temps on détermine l'acide mis en liberté, par la quantité de carbonate de soude nécessaire pour le neutraliser.

Si l'on appelle *activité lipasique* le nombre de millionièmes de molécules d'acide mis en liberté, on voit que, dans l'expérience précédente, cette activité sera directement mesurée par le nombre de gouttes d'une solution de carbonate de soude renfermant 2gr,12 par litre, c'est-à-dire telle que chaque goutte sature exactement 10^{-6} molécules d'acide.

La sérolipase est un ferment soluble; son action n'est pas entravée par les divers antiseptiques, sauf pour le fluorure de calcium qui la diminue. Elle est détruite vers 65°, et sa température optima est aux environs de 55°.

Le sang de tous les mammifères examinés renferme de la lipase avec une activité spécifique à peu près constante pour un même animal, mais variable d'une espèce à l'autre. Ainsi le sang de l'homme ayant une activité 12, celle du mouton serait 9 et celle de l'anguille 155.

La sérolipase agit sur la fonction éther en général. La plupart des éthers de divers alcools sont saponifiés. Toutefois ceux des éthers minéraux, bromures, azotates, sulfocyanates, les éthers sulfobenzoïques ne sont pas décomposés. L'hydrolyse paraît d'autant plus aisée que le poids moléculaire de l'acide mis en liberté est plus faible. C'est sans doute pour cette raison que les graisses neutres à poids moléculaire élevé sont à peine dédoublées.

La sérolipase a été rencontrée dans un grand nombre d'organes ou de liquides normaux : le foie, la rate, les pigments biliaires, le muscle, le testicule, etc.

En revanche, l'urine, le liquide céphalo-rachidien, etc., n'en renferment pas.

Hanriot avait déjà fait remarquer qu'elle ne provient pas du pancréas : d'abord nous avons vu que ces deux lipases sont différentes, puis le sérum d'un chien conserve sensiblement la même teneur en lipase quand on lui enlève le pancréas[1].

Van Hess[2] a montré que l'ablation du pancréas, son atrophie presque complète ou la ligature des canaux excréteurs, sont sans action sur la teneur en lipase du sérum sanguin. Au contraire, la ligature des conduits rénaux augmente brusquement la teneur du sang en lipase. Ce fait est d'autant plus bizarre que l'urine ne contient pas de lipase.

La lipase est susceptible chez l'homme de varier dans des conditions diverses, surtout pathologiques. Elle ne paraît pas modifiée par l'état de digestion ou de jeûne, ni par le travail. Au contraire elle varie dans les divers états morbides. Quelques-uns augmentent son activité. Tels sont : le diabète, la diathèse arthritique, l'empoisonnement par l'oxyde de carbone. Au contraire, la plupart des maladies provoquent de l'hypolipasie, d'autant plus prononcée que l'état général est plus grave, en sorte que le dosage de la lipase a une valeur pronostique réelle.

Réversibilité de l'action lipasique. — On sait que la plupart des diastases ayant l'action limitée par les produits de la décomposition peuvent produire l'action inverse qui règle l'état d'équilibre. Les lipases n'échappent pas à cette loi. Hanriot a montré que la sérolipase peut combiner l'acide butyrique et la glycérine.

1. Voyez sur cette question Garnier (Ch.), *B. B.*, 1903, 1064, 1095, 1367, 1389, 1423; *Arch. méd. expér.*, 1903, 785. — Riff, Sur la lipase du sang. *Thèse*, Nancy, 1904. Gillet, *Journ. phys. et path.*, 1903, 503. — Hanriot et Clerc, *B. B.*, 1901. Clerc, *Thèse*, Paris, 1902; *Soc. biol.*, 1901. Kastle, *Amer. Chem. Journ.*, 1902, 481. — Achard et Clerc, *Comptes rendus Ac. Sc.*, 1899; — *Arch. méd. exp.*, 1900, 1901 et 1902.

2. Van Hess, *Journ. of biol. chem.*, X, 381, 1912.

Kastle et Lœwenhart[1] ont constaté la même action éthérifiante sur un mélange d'alcool et d'acide butyrique très dilué.

Pottevin[2] a établi que le suc pancréatique et le tissu du pancréas séché après épuisement avec l'alcool et l'éther peuvent combiner l'acide oléique avec la glycérine, l'alcool méthylique et l'alcool isoamylique. La solution filtrée sur filtre Chamberland conserve ses propriétés liposynthétiques que l'addition de bile accélère, d'après Hansick[3], tandis que, d'après Donath et Taylor[4], l'activation par les sels biliaires serait limitée aux propriété lipolytiques.

LIPASES VÉGÉTALES

Les végétaux renferment également des lipases[5].

I. Protophytes. — Les Bactériacées saponifient les graisses ajoutées à leur milieu de culture. Bactéries du sol (Rubner[6]), *Bacteridium lipolyticum* (Hüss[7]), *Vibrio choleræ*, *V. Finkler-Prior*, *V. Metschnikovi*, *Bac. typhi*, *Bac. Riddert*, *Bac. pyocyaneus*, *Micrococcus tetragenes* (Sommaniga[8]), *Bac. fluorescens*, *Bac. liquefaciens*, *Bac. prodigiosus* (Jensen[9]), *Staphylococcus pyogenes aureus* (Eijkmann[10]), *Bac. de Koch* (Carrière[11]).

Parmi les bactéries pathogènes, beaucoup hydrolysent les graisses. Sommaniga a même avancé que toutes les bactéries saponifiantes sont pathogènes.

II. Thallophytes. — **1° Algues.** — On n'a pu mettre en évidence des lipases. Et pourtant les graisses semblent jouer un rôle important dans la nutrition des Algues. Certaines de celles-ci, telles que *Vaucheria*, en contiennent même, à l'exclusion de l'amidon (Altmanns[12]).

2° Champignons. — Les lipases ont été signalées chez les Champignons suivants : *Mucor* (Laxa[13]) *cordiceps*, *Cyclopium oleaginum*, *Empusa*, *Juzengœa ostecospenna* (Biffen[14]), *Penicillium glaucum* (Camus L.[15]) (Gérard[16]), *Aspergillus niger* (Camus L.[17], Garnier[18]), *Sterigmatocystis nigra* et surtout *versicolor* (Garnier Ch.[19]), *Saccharomyces cerevisiæ* (Delbrück[20]), *Lactorius sanguisfluens*) (Rouge[21], Delcano[22]), *Lepiota procera*, *Polyporus confluens*, *Boletus elegans*, *Hydrum refandum*, *Clavaria flava* (Zellner[23]).

III. Spennaphytes. — Le latex du mûrier à papier (*Broussonetia papyrifera*) possède, comme le suc pancréatique, trois diastases très actives, l'une d'elles saponifie les corps gras (Gerber[24]).

1. Kastle et Lœwenhart, *Am. Chem. Journ.*, 1900, 491.
2. Pottevin, *Comptes rendus*, 1903, 767 et 1152; *Bull. Soc. chim.*, 1906, 693.
3. Hansick, *Zeitsch. phys. Chem.*, 1910, 232 et 1911, 238.
4. Donath, *loc. cit.*
5. Hanriot, *Wochenschrift f. Brauerei*, 1902, 588.
6. Rubner, *Arch. f. Hyg.*, xxxviii, 69-92, 1900.
7. Huss Harald, *Centralbl. f. Bakt.* II Abt., xx, 474-484, 1908.
8. Sommaniga (E. von), *Zeitschr. f. Hyg.* xviii, 441-456, 1894.
9. Jensen, *Centralbl. f. Bakt.* II Abt., viii, 1902.
10. Eijkmann (C.), *Centralbl. f. Bakt.*, I Abt., xix, 841-848, 1901.
11. Carrière, *B. B.*, 53, 1901.
12. Altmanns (F.), *Morphologie und Biologie der Algen.* II, 147-148, 1905.
13. Laxa (O.), *Arch. f. Hyg.*, 41, 119-151, 1901.
14. Biffen (R.-H.), *Ann. of Bot.*, 13, 363-376, 1899.
15. Camus (L.), *B. B.*, 49, 192-193, 1897.
16. Gérard (E.), *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 124, 370-371, 1897.
17. Camus (L.), *B. B.*, 49, 230-231, 1897.
18. Garnier (Ch.), *B. B.*, 55, 1583-1584, 1903.
19. Garnier (Ch.), *B. B.*, 55, 1490-1492, 1903,
20. Delbruck (M.), *Wochenschr. f. Brauerei*, 20, n° 7, 1903.
21. Rouge (E.), *Centralbl. f. Bakt.*, II, (2) xviii, 403-417, 587-607, 1907.
22. Delcano (N.-T.), *Arch. des Sc. biol. de St-Pétersbourg*, 14, 257-262, 1909.
23. Zellner (J.), *Monatshefte f. Chemie*, 27, 295-304, 1906.
24. Gerber (C.), *Comptes rendus Acad. des Sciences*, 152, 1611. 1911.

LA LIPASÉIDINE.

Des lipases, il convient de rapprocher la lipaséidine. M. Nicloux[1] désigne ainsi l'agent saponificateur de la graine de ricin. Renfermé dans le cytoplasma, cet agent se distingue immédiatement des autres lipases : il ne se dissout pas dans l'eau et même perd ses propriétés au contact de ce liquide.

Historique. — Tandis que Berthelot précise le rôle de la lipase pancréatique, la même année (1855) Pelouze[2], étudie les lipases végétales. Il prend des graines grasses (chènevis, arachide, etc.), les réduit en farine et les abandonne à la température ordinaire. De temps en temps, il extrait l'huile. Il constate que la matière grasse devient de plus en plus acide. Ainsi avec de la noix en pâte, il trouve qu'après cinq jours l'huile de noix extraite renferme 9 p. 100 d'acides gras libres, après huit jours, 15 p. 100; avec des graines d'œillette, après quatre mois, 85 et même 90 p. 100. Dans ces conditions les matières grasses contenues dans les graines sont donc saponifiées. Pelouze essaie vainement d'en extraire une diastase.

Maillot (1880[3]), avec des graines de ricin, obtient une préparation diastasique qui serait douée de propriétés lipolytiques.

Green (1890[4]) fait macérer des graines de ricin dans de l'eau additionnée de 5 p. 100 de chlorure de sodium et de cyanure de potassium à 2 p. 100. Ce mélange hydrolyse l'huile de ricin : il se forme de 5 à 7 p. 100 d'acides gras. Green ne peut obtenir une saponification plus avancée.

Sigmund (1890[5]) répète les expériences de Pelouze et de Green.

Camstein, Hoyer et Wartenberg (1902[6]) mélangent 5 gr. de graines de ricin en pâte à une solution d'hydrate de chloral à 1 p. 100. Ils voient que l'acidité du mélange, maintenu à 35°, était au début de 3 p. 100; après vingt-quatre heures, de 5 p. 100. L'acidité avait donc peu augmenté. Si l'on continue l'observation, après deux jours il existe 58 p. 100 d'acides gras libres, après trois jours 85 p. 100, après quatre jours 95 p. 100. Ainsi, il y a une période d'incubation pendant vingt-quatre heures, puis tout d'un coup, la réaction se déclare. Celle-ci ne peut être attribuée à l'influence de microrganismes, puisqu'elle a lieu en présence d'hydrate de chloral; de plus, c'est la petite quantité d'acides libres qui favorise l'expérience. Si, en effet, dès le début, on réalise une certaine acidité du milieu, la période d'incubation est supprimée, la saponification marche aussitôt avec une grande rapidité.

Enfin, en 1904, M. Nicloux isole les éléments cytoplasmiques de la graine de ricin, montre que l'activité lipolytique réside dans le cytoplasma, et précise l'influence du milieu.

Préparation. (Méthode de M. Nicloux.) — La graine de ricin, décortiquée, est broyée et mélangée avec de l'huile de coton. Le mélange, rendu homogène, est filtré, d'abord sur un tissu à mailles lâches, puis sur une toile fine. On centrifuge l'huile filtrée, et l'on obtient deux couches distinctes : l'une, inférieure, blanchâtre, renferme, outre les grains d'aleurone, quelques débris de membranes cellulaires; l'autre, supérieure, grisâtre, contient presque tout le cytoplasma. Au moyen d'un solvant, benzène ou éther de pétrole, on enlève l'huile. On centrifuge de nouveau et on obtient le cytoplasma sec.

Propriétés. — Celui-ci forme une masse blanche, amorphe, très hygrométrique.

Son pouvoir saponifiant est considérable : une partie saponifie 50 parties d'huile en 30 minutes dans la proportion de 80 p. 100 environ; 500 parties en 24 heures dans la même proportion.

1. Nicloux (M.), *Comptes rendus Acad. des Sciences*, 138, 1175-1176, 1288-1290, 1352-1354, 1904; *Id. Comptes rendus Soc. de Biol.*, 56, 702-704, 839-843, 868-870, 1904; *Id.* La saponification des corps gras. *Thèse Sciences*, 76 p. Paris, 1905-1906.
2. Pelouze, *Ann. de chim. et de phys.*, 3e série, XLV, 319-327, 1855.
3. Maillot (Ed.), Étude comparée du pignon et du ricin de l'Inde. *Thèse pharm.*, Nancy, 108 p., 1880.
4. Green (F.-R.), *Proc. Roy. Soc. London*, 48, 370-392, 1890.
5. Sigmund (W.), *Sitzungsber. d. Wien. Akad.*, I, 99, 407-411, 1890.
6. Camstein (W.), Hoyer (E.) et Wartenberg (N.), *Berichte d. Deutsch. chem. Gesellschaft*, 35, 3988-4006, 1902.

Dans cette hydrolyse des substances grasses, le cytoplasma suit les lois générales de l'action diastasique (Nicloux).

1° Pendant toute la durée de la saponification, le cytoplasma reste comparable à lui-même;

2° Les produits de la réaction : la glycérine et les acides gras, retardent très nettement l'hydrolyse.

3° L'équation : $K = \frac{1}{t} \text{ tang. } \frac{a}{a-x}$ exprime la relation entre la quantité x d'huile saponifiée au bout du temps t et la quantité a d'huile primitive.

Le processus est réversible : la lipaséidine reconstruit la triacétine et la trioléine (Taylor[1]).

Influence du milieu. — L'eau détruit instantanément ce pouvoir saponifiant : on pèse des quantités égales de cytoplasma, d'huile et d'acide acétique. Dans un petit mortier on mélange cytoplasma + huile, puis ensuite eau acidifiée; dans un autre : cytoplasma + eau acidifiée, puis ensuite huile. Le premier mélange est le siège d'une saponification régulière; le second ne présente pas la moindre trace de saponification (Nicloux).

La température agit sur le cytoplasma d'une manière différente, suivant qu'il est seul ou qu'il effectue une saponification (Nicloux) : seul, le cytoplasma sec, en suspension dans l'huile, peut subir l'action d'une température de 100° pendant vingt heures, de 110° pendant quinze minutes, sans perdre son activité; dans le deuxième cas, une température de 55° le rend complètement et rapidement inactif.

L'étude détaillée de la saponification montre que l'acidité absolue joue un rôle minime; la qualité de l'acide un rôle important (Nicloux).

L'acide borique empêche l'action de la lipaséidine (Agulhon[2]).

Les sels acides jouissent des mêmes propriétés que les acides (Nicloux).

Le radium agit très faiblement : une ampoule contenant du bromure de radium est placée dans du cytoplasma, d'activité $\alpha = 6{,}9$. Après quarante-huit heures d'action $\alpha = 6{,}3$ (Nicloux).

L'asparagine, la leucine, le glycocolle ont une action favorisante importante (Urbain, Perruchon et Lançon[3]).

En présence de sulfate d'hordénine, la lipaséidine est d'abord moins active. Après un temps suffisant, la saponification est complète (L. Camus[4]).

Rôle dans la germination. — On sait (Müntz[5]) que pendant la germination le contenu des graines oléagineuses devient acide. La matière grasse de réserve se dédouble donc et des acides gras sont mis en liberté. La lipaséidine, agent lipolytique du cytoplasma, opère ces transformations grâce à la présence de CO^2 qui apporte l'acidité nécessaire (Nicloux). CO^2 provient de l'hydrolyse des matières albuminoïdes : graisse d'aleurone (E. Urbain[6]).

Action de la lipaséidine introduite dans l'organisme animal. — La lipaséidine n'est pas détruite dans l'estomac. Introduite avec de l'huile et une quantité convenable d'acide dans un estomac vide, elle saponifie énergiquement. Si l'animal est en état de digestion gastrique, il est inutile d'ajouter un acide; l'acidité naturelle du suc gastrique suffit (J. Camus et Nicloux).

Dans l'intestin grêle et dans le rectum la lipaséidine manifeste une action digestive très marquée (J. Camus et Nicloux).

Enfin si, à des animaux ayant des lésions du poumon et des voies biliaires, on fait ingérer de la lipaséidine, on augmente la digestion et l'absorption des graisses (J. Camus et Nicloux[7]).

1. Taylor (A.-E.), *Univ. of California Publ. Pathol.*, 1, 33, 1909.
2. Agulhon (H.), *Comptes rendus Acad. des Sciences*, 148, 1340, 1909.
3. Urbain (E.), Perruchon, Lançon (L.), *Comptes rendus Acad. des Sciences*, 139, 641. 1904.
4. Camus (L.), *Comptes rendus Soc. de biol.*, 60, 264, 1906.
5. Muntz, *Ann. de chim. et de phys.*, 4e série, XXII, 472-486, 1871.
6. Urbain (E.), *Comptes rendus Acad. des Sciences*, 139, 606, 1904.
7. Camus (J.) et Nicloux (M.), *Comptes rendus Soc. de Biol.*, 68, 680, 1910; et *passim*.

LITHIUM. — Le lithium est un métal monovalent, de poids atomique égal à 7, découvert par Arfwedson (1817) dans un minéral appelé le *pétalite* (silicate d'aluminium et de lithium).

Répartition dans la nature. — Le lithium est très répandu dans la nature, encore qu'il n'existe qu'en petite quantité dans les divers corps qui le contiennent. On le trouve dans des minéraux autres que le pétalite, tels que le *spodumen*, la *tourmaline*, le *triphane*, la *triphylline*, le *lépidolithe*. On en décèle des traces dans les eaux de Vittel, Santenay, Royat, Vichy, Contrexéville, Néris, Baden-Baden, Carlsbad, Franzenbad, Hall (Autriche), etc. C'est un élément constitutif de l'eau de mer, de beaucoup de végétaux et de l'organisme animal. Hermann (1905) a noté sa présence en proportions sensiblement identiques dans tous les tissus de l'homme, et même dans certaines humeurs, comme le sang et le lait.

Toxicité générale. — Le chien, d'après Rabuteau, est tué par une injection de 3 grammes de sulfate de lithium. Chez ce même animal, Ch. Richet a constaté qu'une dose de 0gr,13 de lithium par kilo, sous forme d'un sel soluble et par voie hypodermique, tue le chien en vingt-quatre heures.

J. Blake (1873) trouva que la quantité de sulfate de lithium nécessaire pour faire mourir un lapin était de 1 gramme par kilo. D'après Ch. Richet, 0gr,1 de lithium, en injection sous-cutanée, tue un lapin de poids moyen au bout de deux jours. L'ingestion de 1 gramme de carbonate de lithium serait mortelle pour cet animal en vingt-quatre heures (Runge).

Le pigeon succombe avec une dose variant entre 0gr,054 et 0gr,085 de lithium, en injection hypodermique (Ch. Richet).

Chez la grenouille, Valentin a obtenu la mort en quelques minutes par immersion de l'animal dans une solution de chlorure de lithium à 10 p. 100. Brunton et Cash ont observé le même effet par injection sous-cutanée de 0gr,03 à 0gr,04 de LiCl.

Les poissons (*Iulus* et *Crenilabrus ocellatus*) meurent si on les place dans une solution de LiCl contenant 0gr,25 de Li par litre (Ch. Richet).

Le lithium est toxique vis-à-vis du ferment lactique (Ch. Richet, A. Chassevant). Le chlorure de lithium, dans la proportion de 0gr,014 par litre de lait, ralentit considérablement la fermentation lactique de ce liquide. Ch. Richet a étudié l'action de *très faibles doses*. Sous leur influence la fermentation devient plus intense que normalement; mais ce pouvoir d'accélération de quantités minimes présente des variations, suivant que celles-ci sont plus ou moins infimes. Une proportion de 0gr,1 de lithium par litre accélère la fermentation. Des doses plus faibles (0,01, 0,001, 0,0001) ont un pouvoir d'accélération moindre. Enfin des doses plus petites encore (0,00001, 0,000001, 0,0000001) provoquent une nouvelle ascension de la courbe qui représente la grandeur de la fermentation[1].

La toxicité comparée du lithium et des autres métaux a donné lieu à de nombreux travaux.

Rabuteau (1865), confirmé par Blake, a émis l'opinion que la toxicité des corps simples est proportionnelle au poids atomique. D'après cette conception, le lithium serait le moins toxique des métaux alcalins.

Métaux.	Poids atomiques.
Lithium.	7
Ammonium	18
Sodium.	23
Potassium.	39
Rubidium.	85
Cœsium.	135

Husemann a montré le premier que le lithium est plus toxique que le sodium, quoique son poids atomique soit plus faible.

1. Voir, dans les *Travaux du laboratoire de physiologie* de Ch. Richet, les interprétations de ces faits, qui, d'ailleurs, ne sont pas spéciaux au lithium et qui s'appliquent comme une règle générale à des doses minimes de beaucoup d'autres métaux.

Ch. Richet, dans des expériences faites sur les poissons, sur le cœur de grenouille et sur le ferment lactique, a également obtenu des résultats qui controuvent la loi de Rabuteau. Les tableaux suivants, empruntés à Ch. Richet, montrent la place occupée par le lithium dans l'échelle de toxicité des divers métaux alcalins.

Tableau I. — Expériences sur la toxicité du lithium et des métaux alcalins vis-à-vis des poissons.

POIDS ATOMIQUES.	MÉTAUX.	POIDS DE MÉTAL (EN GRAMMES) dans 1 litre de solution toxique limite.
23	Sodium	26
7	Lithium	0,25
39	Potassium	0,20
18	Ammonium	0,064

Tableau II. — Expériences sur la toxicité du lithium et des métaux alcalins vis-à-vis du cœur de la grenouille.

POIDS ATOMIQUES.	MÉTAUX.	POIDS DE MÉTAL (EN GRAMMES) dans 1 litre de solution toxique limite.
135	Cœsium	109
23	Sodium	104
85	Rubidium	43
7	Lithium	27
39	Potassium	26
18	Ammonium	25

Tableau III. — Expériences sur la toxicité du lithium et de divers métaux vis-à-vis du ferment lactique.

MÉTAUX.	QUANTITÉ DE SUBSTANCE NÉCESSAIRE pour empêcher la fermentation.
Potassium	5 000
Magnésium	2 500
Calcium	2 000
Lithium	2 000
Rubidium	2 000
Strontium	1 250
Fer	500
Uranium	80
Plomb	65
Nickel	25
Cobalt	15
Cuivre	15
Thallium	8
Cadmium	4

Dans ce dernier tableau, la place qu'occupe le lithium est en conformité, non pas avec la loi de Rabuteau, mais avec la loi découverte récemment par Ch. Richet et d'après laquelle les corps simples ont une toxicité d'autant plus grande qu'ils sont moins répandus dans la nature. Le lithium, en effet, peu offensif comme le potassium, le magnésium et le calcium, présente, ainsi que nous l'avons vu, une diffusion relative assez grande dans le monde inorganisé.

D'après Ch. Richet, la toxicité des sels de lithium varie suivant la saison : elle est plus grande en été qu'en hiver pour les animaux à sang froid (poissons) et plus grande en hiver qu'en été pour les animaux à sang chaud (pigeons, cobayes). Ce phénomène paradoxal s'explique parfaitement si l'on songe aux conditions physiologiques différentes que crée le froid chez les homéothermes et chez les poikilothermes. L'action toxique est évidemment une action chimique; comme toutes les actions chimiques, elle doit donc être exaltée par la chaleur et ralentie par le froid. Or les tissus des animaux à température variable sont froids en hiver et chauds en été. Il s'ensuit que pendant l'hiver les actions toxiques, se passant dans un milieu froid, sont lentes et peu énergiques, tandis qu'en été, se passant dans un tissu chaud, elles sont plus actives. Il n'est donc pas surprenant de voir des poissons résister longtemps en hiver à des doses qui, en été, seraient pour eux rapidement mortelles.

C'est précisément l'inverse qui s'observe pour les pigeons, et l'explication en est très simple. Comme nous le montrerons plus loin, les sels de lithium sont des poisons du système nerveux central qui préside aux fonctions de nutrition et à la régulation thermique. Si, dans la résistance au froid, le système nerveux est vaincu, l'animal se refroidit et meurt. C'est ce qui se passe pour les pigeons empoisonnés en hiver. On affaiblit par le poison leur système nerveux, et, dès que la résistance au froid ne peut plus se faire, l'animal meurt par suite de l'abaissement excessif de sa température. C'est pour cette raison que la dose toxique de lithium pour le pigeon est de $0^{gr},085$ en été et de $0^{gr},054$ en hiver.

Absorption et élimination. — Les sels de lithium peuvent être absorbés par voie stomacale, cutanée, hypodermique ou rectale. Bence Jones a fait avaler à un animal à jeûn 3 grains de chlorure de lithium et a découvert, cinquante minutes plus tard, le métal dans l'humeur aqueuse de l'œil et dans le cartilage de l'articulation du genou. Il a administré à une femme en parturition 7 grains de sel de lithium huit heures avant l'expulsion de l'enfant et il a trouvé cette substance dans le cordon ombilical. Enfin il a donné 20 grains de LiCl à un malade trois ou quatre heures avant l'opération de la cataracte, et il a pu déceler ensuite le lithium dans le cristallin; sept jours plus tard, on constatait encore la présence de ce corps dans les sécrétions.

L'absorption par injection hypodermique est extrêmement rapide. Good a introduit sous la peau un grain de chlorure de lithium chez le chat; huit à neuf minutes après l'injection cette substance a été trouvée dans l'urine et dans la salive.

L'absorption cutanée existe chez les animaux à sang froid (poissons, grenouilles). Elle ne s'observerait pas chez les mammifères; Hüfner a fait prendre à un de ses élèves un bain de pieds de trente-cinq minutes dans une solution de chlorure de lithium à 1 p. 100 chauffée à 30° et n'a pas pu caractériser le lithium dans l'urine de ce sujet, quoique le spectroscope permette de déceler des proportions infinitésimales de ce métal. Toutefois, l'absorption cutanée, impossible dans les conditions ordinaires, s'effectuerait facilement par voie électrolytique. Bourget (de Lausanne) et Dutot (de Lyon) ont immergé un individu dans la solution d'un sel de lithium et ont fait traverser celle-ci par un courant continu. De cette manière, ils ont pu retrouver le métal dans l'urine; il avait donc été absorbé par la peau.

Action sur la nutrition. — Ch. Richet a montré que l'injection de bromure de lithium provoque une perte rapide et considérable de poids. On pourrait attribuer cet amaigrissement au fait que l'animal en expérience, par suite d'un mauvais fonctionnement de son système nerveux, lutterait contre le froid dans des conditions particulièrement dispendieuses. Ch. Richet, pour prévenir cette objection, a expérimenté sur des sujets maintenus dans une étuve chaude; la perte de poids n'en a pas moins été très grande. Deux exemples montreront l'étendue de cette dénutrition : un pigeon d'un poids initial de 345 grammes reçoit le 23 novembre 0,060 de bromure de lithium; le

4 décembre, le pigeon, bien que conservé à l'étuve, ne pèse que 285 grammes. Un autre pigeon est passé dans les mêmes conditions en l'espace de quatorze jours de 275 grammes à 182 grammes. Good, en 1903, a confirmé sur le chien les résultats énoncés par Ch. Richet relativement à l'action du lithium sur la nutrition.

Action sur la circulation. — Hesse (1875) a injecté du chlorure de lithium dans les veines de grenouilles et de pigeons et il a obtenu des effets toxiques sur le cœur à des doses où les muscles et les nerfs ne sont pas atteints : ce métal est donc un poison électif du cœur.

Lauder Brunton et Cash (1884) ont confirmé ce résultat : une dose de 0gr,03 à 0gr,04 de chlorure de lithium chez la grenouille affaiblit très notablement les battements cardiaques.

Krumhoff (1884) a étudié l'action des sels de lithium sur la pression artérielle chez

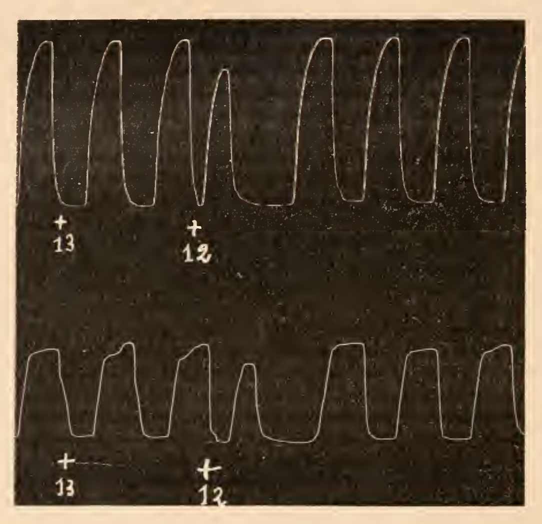


Fig. 21. — *Action du chlorure de lithium sur le cœur de grenouille.*
Tracé pris avec la pince cardiaque de Marey. En +, excitation du cœur par des chocs d'induction.
Les chiffres indiquent la position de la bobine induite.

les mammifères. Ces sels provoquent une chute de pression, vraisemblablement d'origine cardiaque. Cependant l'influence dépressive du lithium est, à poids égal, inférieure à celle du potassium. A l'autopsie des animaux intoxiqués par le lithium, on trouverait des hémorrhagies dans la paroi ventriculaire.

Husemann a émis l'opinion que l'arrêt du cœur par le lithium est dû à une excitation du noyau bulbaire du pneumogastrique. C'est là une opinion erronée (H. Busquet) : le lithium ralentit et arrête les battements cardiaques chez les animaux (grenouille, lapin, chien) vagotomisés ou atropinés.

H. Busquet (1911) a étudié l'influence du lithium sur l'excitabilité du cœur, suivant la méthode utilisée tout d'abord par Engelmann et ensuite par Kronecker. Cet expérimentateur a cherché quel est le choc d'induction le plus faible capable de donner une systole supplémentaire, chez la grenouille, avant et après l'injection intra-veineuse d'un centimètre cube à un centimètre cube et demi d'une solution de chlorure de lithium à 2 p. 100. Une dose de 0gr,03 à 0gr,04 provoque une diminution considérable de l'amplitude des systoles; néanmoins, le seuil de l'excitation capable de produire une extrasystole demeure le même (fig. 21). En augmentant la dose, on finit par pro-

voquer, en même temps qu'une diminution d'amplitude, un relentissement notable du rythme, et c'est seulement alors que l'excitabilité diminue progressivement jusqu'à disparaître totalement au moment de l'arrêt définitif. En outre, si l'on considère l'organe en état d'intoxication profonde, on constate que la systole ne se fait pas sur toute l'étendue du ventricule; il existe des îlots qui ne se contractent pas du tout. Ce phénomène, encore qu'il soit banal dans les intoxications cardiaques, méritait d'être signalé : on sait, en effet, que Hering a affirmé l'existence de ces contractions partielles chez les mammifères au cours de l'arythmie désignée sous le nom de *pouls alternant*.

Action sur la respiration. — Cette partie de l'action pharmacodynamique du lithium n'a donné lieu à aucun travail détaillé. Cash a simplement noté incidemment une diminution notable d'amplitude des mouvements respiratoires chez la grenouille intoxiquée par le chlorure de lithium.

Action sur le tube digestif. — Rabuteau a observé chez le chien des vomissements et de la diarrhée après l'ingestion de 3 ou 4 grammes de sulfate de lithium. Ch. Richet, dans des expériences plus précises, a constaté que l'effet diarrhéique est obtenu chez le chien avec une dose de $0^{gr},13$ de lithium par kilo.

D'après Charcot, 4 à 5 grammes de carbonate de lithium sont suffisants pour provoquer chez l'homme des accidents sérieux de dyspepsie.

Good a vérifié sur le chat et le lapin l'effet vomitif et diarrhéique de ce métal. Il a trouvé à l'autopsie des animaux tués par ce toxique des hémorrhagies pariétales dans l'estomac et l'intestin.

Action sur la sécrétion rénale. — Hesse (1875), Nikanoroff (1882), Mendelsohn (1895) ont attribué aux sels de lithium une action diurétique. Polakow (1895) a administré du bromure de lithium à des brightiques présentant de l'oligurie. Il aurait observé, en l'absence de régime lacté, une augmentation de la diurèse et une diminution de l'albumine urinaire.

Pour vérifier cette assertion, Good a injecté comparativement dans la veine jugulaire du lapin des solutions d'égale concentration de chlorure de sodium et de chlorure de lithium. La quantité d'urine recueillie dans un temps donné, grâce à une sonde placée dans l'urètre et la vessie, était égale dans les deux cas. Le lithium n'exerce donc aucune action spécifique sur la sécrétion urinaire.

Action sur les muscles. — Ce métal n'est pas un poison électif des muscles de la vie de relation. Des doses qui provoquent des effets toxiques très violents sur d'autres appareils ne suppriment pas l'excitabilité du muscle (Hesse, 1875, Lauder Brunton et Cash, 1884).

Action sur le système nerveux. — Hesse a émis l'opinion que le lithium est un poison des centres nerveux. Cash et Brunton ont vu qu'une dose de $0^{gr},03$ à $0^{gr},04$ de chlorure de lithium chez la grenouille supprime les réflexes médullaires. Ceux-ci disparaissent plus tôt dans les membres antérieurs que dans les postérieurs. L'excitation des nerfs moteurs produit encore des contractions musculaires à une période où les réflexes ne sont déjà plus possibles; un peu plus tard les nerfs moteurs eux-mêmes sont paralysés.

Action sur la température. — Pour qui connaît le rôle du système nerveux dans la régulation thermique, il est *a priori* évident que le lithium, poison des centres nerveux et des nerfs périphériques, aura une action très marquée sur la température. Hesse a vu que ce corps produit un abaissement thermique chez le lapin et le pigeon. Ce résultat a été confirmé par Ch. Richet chez le lapin et le chien.

Actions diverses. — Ch. Richet (1882) et Chassevant (1898) ont étudié la toxicité du lithium vis-à-vis du ferment lactique. A faible dose ($0^{gr},0035$ de chlorure de lithium par litre de lait), ce poison augmente l'activité du ferment; à dose plus forte, la production d'acide lactique peut se trouver diminuée. Ch. Richet, dans un travail plus récent (1909), a étudié en détail l'action de proportions infimes de lithium sur la fermentation lactique. Le pouvoir d'accélération dont jouissent celles-ci présente des variations suivant que la dose minime de lithium devient de plus en plus faible. Une dose de $0^{gr},1$ par litre de lait accélère la fermentation; des doses moindres (0,01, 0,001, 0,0001) tendent à laisser celle-ci revenir vers la normale. Enfin des quantités plus

faibles encore (0,00001, 0,000001, 0,0000001) accélèrent de nouveau la fermentation[1].

Morgan a mis des œufs de grenouille dans des solutions de chlorure de lithium à 4, 5, 6 grammes p. 1000. Il a vu se produire ainsi des monstruosités (spina bifida). L'embryon se développe toujours incomplètement et n'arrive jamais à l'état de têtard parfait. Cette action du lithium n'est pas spécifique; plusieurs autres métaux peuvent donner des malformations analogues.

E. Gley et Ch. Richet ont cherché la dose *minima* de lithium qui, dissoute dans un litre d'eau, provoque une sensation gustative. Une dose de $0^{gr},05$ à $0^{gr},06$, sous forme de chlorure, bromure, iodure, peut déjà être perçue. Gley et Richet ont comparé à ce même point de vue le lithium à d'autres métaux alcalins (employés sous forme de chlorures) et ont obtenu les résultats suivants :

Lithium	0,06
Sodium	0,17
Potassium	0,30
Rubidium	0,50

Si l'on examine attentivement pour ces divers métaux les doses minimales qui provoquent une sensation gustative, on constate qu'elles sont équimoléculaires. Ces recherches sur la sapidité comparée du lithium et d'autres éléments monovalents corroborent donc la loi formulée par Ch. Richet, à savoir que les actions pharmacodynamiques de divers corps simples (homologues) sont proportionnelles non au poids absolu, mais au poids moléculaire[1].

Usages thérapeutiques. — Lipowitz (1841) montra le premier l'affinité très marquée du lithium pour l'acide urique. Du conflit de ces deux substances naît un sel soluble dans 6 parties d'eau.

A. Ure (1843) vit des calculs vésicaux formés d'acide urique et d'oxalates se dissoudre partiellement dans une solution de carbonate de lithium.

Garrod (1863) plaça dans une solution lithinée un os métacarpien infiltré de dépôts goutteux. En l'espace de 2 jours, les dépôts avaient disparu. Des expériences comparatives faites avec des sels de potassium et de sodium montrèrent que ceux-ci ne jouissaient pas de la même propriété. Aussi Garrod fut-il un des protagonistes les plus acharnés du traitement de la diathèse urique par les sels de lithium.

Krumhoff, dès 1860, a protesté contre cette croyance en l'action dissolvante du lithium vis-à-vis de l'acide urique *dans l'organisme animal*. Cet expérimentateur a mis, d'une part, un demi-grain d'acide urique dans un vase contenant 200 centimètres cubes d'eau et il a maintenu cette préparation pendant 6 heures à la température de 37°; d'autre part, il a placé un demi-grain d'acide urique dans un autre vase contenant 200 centimètres cubes d'eau *additionnée d'un demi-grain de carbonate de lithium*. Dans le premier vase, il s'est dissous 0,0217 d'acide urique en 6 heures; dans le second, 0,0118 pendant le même temps. Les expériences de Krumhoff, répétées par Jahns, ont donné des résultats analogues; les auteurs concluent donc que les sels de lithium ne sont pas des dissolvants de l'acide urique.

L'emploi du carbonate de lithium dans la goutte, comme le fait remarquer Moitessier (1903), ne serait pas légitime, quand même cette substance jouirait *in vitro* de la propriété que lui ont attribuée certains expérimentateurs. En effet, le carbonate de lithium se transforme en chlorure dans l'estomac, et le chlorure de lithium ne produit pas, avec l'acide urique, de l'urate acide de lithium, puisque l'acide chlorhydrique est plus fort que l'acide urique. Les effets solubilisants du carbonate de lithium vis-à-vis des urates sont donc, de par ces considérations, tout à fait nuls. Avec les sels organiques de lithium, le salicylate par exemple, la transformation gastrique en chlorure de lithium n'est pas aussi complète qu'avec le carbonate; une certaine quantité de salicylate de lithium passe donc probablement dans le sang. Mais, à la dose où il s'y trouve, a-t-il une action lithontryptique? Des expériences faites *in vitro* ont montré à Moitessier que des proportions de salicylate de lithium très supérieures à celles qui peuvent exister

1. Voir dans les mémoires de Ch. Richet les intéressantes interprétations qu'il donne de ces faits.

dans le sang ne dissolvent pas les urates. Aussi le rôle lithontryptique du lithium dans l'organisme humain est-il tout à fait problématique.

Bibliographie.

Bence (Jones). (*Lectures*, in *Phillips'materia medica*, III, 228. — Blake (J.). (*California Academy of Sciences*, 1873). — Bourget (de Lausanne). Cité d'après Garrigou (*La Gazette des eaux*, 1911, 399). — Brunton (T. Lauder) et Cash (Th.). *Contributions to our knowledge of the connexion between chemical constitution, physiological action and antagonism* (*Philosophical transactions of the Royal Society*, I, 1884, 197-244). — Busquet (H.). *Recherches inédites*. — Cash (Th.). Voir Brunton. — Chassevant (Allyre). *Action des sels métalliques sur la fermentation lactique* (*Travaux du laboratoire de Ch. Richet*, IV, 1898, 246, 296). — Dutot (de Lyon). Cité d'après Garrigou (*La Gazette des eaux*, 1911, 399). — Engelmann. (*Archiv für Physiologie*, 1902, 443). — Garrod. *Gout and rhumatic gout*. Sec. édit., 419-428. — Gley (E.) et Richet (Ch.). *Action chimique et sensibilité gustative* (*C. R. de la Soc. de Biol.*, 1885, 742-746). — Good (C. A.). *An experimental study of lithium* (*Amer. Journ. med. science*, Philad., CXXV, 1903, 273-284). — Hering. (*Zeitsch. f. exper. Pathol. u. Therap.*, I, 1904-1905, 26). — Hermann (E.). *Ueber das Vorkommen von Lithium im menschlicher Organismus* (*Archiv f. d. ges. Physiol.*, CIX, 1905, 26-50). — Hesse. *Inaugural Dissertation*, « *Lithion* » (*Göttingen*, 1876). — Husemann. Analysé dans la *Revue des Sciences médicales*, VII, 543, d'après un travail paru dans *Göttinger Nachrichten*. — Jahns. (*Arch. Pharmak.*, XXI, 1883, 7). — Kronecker (H.). *De l'excitabilité du ventricule pendant l'inhibition* (*Arch. intern. de Physiol.*, II, 1904-1905, 211-222). — Krumhoff. *Wirkung des Lithium Inaugural Dissertation, Göttingen*, 1884). — Lipowitz. (*Ann. d. Chem. und Physiol.*, XXXVIII, 1841, 348). — Mendelssohn (M.). *Die diuretische Wirkung der Lithiumsalze* (*Deutsche med. Wochenschrift*, XXI, 1895, 673-576). — Moitessier. *Influence des sels de lithium sur la solubilité de l'acide urique et des urates* (*C. R. Soc. de Biol.*, LV, 1903, 251-253). — Morgan (T. H.). *The effect of lithium chloride on the developpement of the frog's eggs* (*Science*, XVII, 1903. 493). — Nikanoroff. D'après Naurocki (*Jahresberichte d'Hofmann*, 1882, XI, *Phys.*, 220). — Polakow (K. V.). *Du bromure de lithium dans le traitement des néphrites* (*Semaine médicale*, 1895, 380). — Rabuteau. (*C. R. Soc. Biol.*, 1865, 113, 238; 1874, 183; 1882, 376). — Richet (Ch.). *Action physiologique des métaux alcalins* (*Travaux du laboratoire de Ch. Richet*, II, 1893, 398-441; *Archives de Physiol. norm. et path.*, X, (2), 1882, 145 et 366; *Id.*, VII, (3), 1886, 180). — *De l'action de doses minuscules de substances sur la fermentation lactique* (*Travaux du laboratoire de Ch. Richet*, VI, 1909, 294-372). — *De la loi biologique qui gouverne la toxicité des corps simples* (*Arch. int. de Physiol.*, X, 1910, 208-223). — Runge. (*Archiv für experim. Path.*, X, 341). — Valentin. (*Zeitsch. für Biol.*, XIV, 230, d'après la *Revue des Sciences médicales*, XIII, 129).

H. BUSQUET.

LITHOFELLIQUE (Acide). — Corps extrait d'un calcul biliaire ($C^{20}H^{36}O^4$), qui donne la réaction de Pettenkoffer.

LITHURIQUE (Acide). — Corps découvert par Roster dans des calculs vésicaux de bœufs nourris avec des jeunes tiges de maïs. L'acide lithurique était sous la forme de lithurate de magnésium ($C^{29}H^{36}N^2O^{18}Mg$).

LIVON (Charles), professeur suppléant d'anatomie et de physiologie (1875), actuellement professeur de physiologie (1884) à l'École de plein exercice de médecine et de pharmacie de Marseille.

Bibliographie. — *Du traitement des polypes laryngiens* (*Th.*, Paris, 1873). — *De la résistance vitale de la face aux grands traumatismes* (*Marseille médical*, 1874). — *Du croton-chloral ou chloral crotonique*, in-8, 32 p., Paris, Ad. Delahaye, 1877. — *Note pour servir à l'action physiologique du Hoang-nân* (*B. B.*, 1877). — *Injections de bactéries dans le sang, sans intoxication* (*B. B.*, 1877). — *Nouvelles recherches sur la fermentation ammoniacale de l'urine et la génération spontanée* (en collaboration avec Cazeneuve P.) (*C. R.*, 1877; *Revue mensuelle de médecine et de chirurgie*, octobre 1877). — *Recherches expérimentales sur la fermentation ammoniacale de l'urine* (en collaboration avec Cazeneuve P. (*Revue*

mensuelle de méd. et de chir., mars 1878). — *Nouvelles recherches sur la physiologie de l'épithélium vésical* (en collaboration avec Cazeneuve P.) (*C. R.*, 1878). — *Recherches expérimentales sur l'absorption par la muqueuse vésicale* (*Rev. mensuelle de méd. et de chir.*, janvier 1879). — *Notice historique sur la Société nationale de médecine de Marseille* (en collaboration avec Bertulus Ev.) (*Marseille médical*, 1878). — *Diffusion de l'acide salicylique; présence dans le liquide céphalo-rachidien* (*C. R.*, 1878). — *Recherches sur la localisation de l'arsenic dans le cerveau :* 1er mémoire (*C. R.*, 1879); 2e mémoire (*Congrès des Sociétés savantes*, Paris, 1880) (en collaboration avec Caillol de Poucy O.). — *De la contraction rythmique des muscles sous l'influence de l'acide salicylique* (*C. R.*, 1879). — *Recherches sur l'action physiologique de l'acide salicylique sur la respiration* (*C. R.*, 1880; *Tribune médicale*, mai 1880). — *Recherches sur la structure du foie et de l'intestin du poulpe* (*Octopus vulgaris*) (*A. F. A. S. Congrès de Reims*, 1880). — *Recherches sur la structure des organes digestifs des poulpes* (*J. Anat. et Physiol.*, mars-avril 1881, 3 planch.). — *Quelques réflexions à propos des travaux de la commission chargée d'examiner les viandes de porc de provenance américaine* (*Marseille médical*, 1881). — *Lipome fibreux* (*Marseille médical*, 1882, 1 pl.). — *Sur l'empoisonnement chronique par l'antimoine* (en collaboration avec Caillol de Poucy O. (*C. R.*, 1882; *Marseille médical*, 1882). — *De l'évolution générale de la physiologie* (*Rev. scientifique*, 1883; *Marseille médical*, 1883). — *Du pouls veineux* (*Rev. mensuelle de médec.*, avril 1883). — *Recherches sur le choléra* (*Marseille médical*, 1884). — *Du progrès dans les sciences biologiques par l'expérimentation* (*Rentrée des Facultés de l'Académie d'Aix*, 1884). — *De la présence des fibres modératrices du cœur dans la branche interne du spinal* (*B. B.*, 1885). — *Injections intra-veineuses d'urine de cholérique* (*B. B.*, 1885). — *Effets de l'arrachement du spinal sur l'action modératrice du pneumogastrique* (*Marseille médical*, 1886). — *Rapport sur une mission à Paris pour étudier auprès de M. Pasteur les inoculations préventives de la rage, présenté à MM. les membres de la commission départementale des Bouches-du-Rhône* (*Marseille médical*, 1886). — *Expériences sur la rage* (*Ann. de l'Institut Pasteur*, 1887). — *Sur l'atténuation des virus. Discours de réception à l'Acad. des sciences, lettres et arts de Marseille*, 1887. — *Recherches sur les urines tabétiques* (*A. F. A. S., Congrès de Toulouse*, 1887; *Marseille médical*, 1888). — *La pneumonie contagieuse des porcs* (*Marseille médical*, 1888). — *Action de l'antipyrine sur la sécrétion urinaire* (*Congrès des Sociétés savantes*, Paris, 1888). — *Le tout à l'égout à Marseille* (*Marseille médical*, 1889). — *Physiologie du pneumogastrique. Mémoire récompensé par l'Acad. de médec.*, 1889. — *Enlèvement et utilisation des immondices. Assainissement de Marseille* (*Congrès internat. d'hygiène et de démographie*, Paris, 1889). — *Recherches sur l'action de l'acide salicylique sur la contractilité musculaire* (*Marseille médical*, 1890). — *Recherches sur l'action des nerfs récurrents sur la glotte* (*A. de P.*, 1890). — *Innervation du muscle cricothyroïdien* (*A. de P.*, 1891). — Art. *Démographie et Sociétés savantes*, in vol. Marseille (*A. F. A. S., Congrès de Marseille*, 1891). — *Action du pneumogastrique sur les mouvements de l'estomac* (*A. F. A. S., Congrès de Pau*, 1892; *Marseille médical*, 1893). — *Innervation du voile du palais* (*A. F. A. S., Congrès de Besançon*, 1893). — *L'Institut antirabique de Marseille* (*A. F. A. S., Congrès de Caen*, 1894; *Marseille médical*, 1896, 1897; *A. F. A. S., Congrès de Saint-Etienne*, 1897). — *Rapport au Conseil central d'hygiène des Bouches-du-Rhône sur les inoculations de tuberculine*, Marseille, 1896. — *Alcaloïdotoxie du cobaye* (*B. B.*, 1897). — *Sécrétions internes; glandes hypertensives* (*B. B.*, 1898). — *Sécrétions internes; glandes hypotensives* (*B. B.*, 1898). — *Action des sécrétions internes sur la tension sanguine* (*IVe Congrès de médecine*, Montpellier, avril 1898; *A. S. Congrès de Nantes*, 1898). — *Action de l'extrait de corps pituitaire sur le pneumogastrique* (*Congrès Internat. de physiologie*, Cambridge, août 1898; *A. F. A. S., Congrès de Nantes*, 1898). — *Développement du cobaye* (en collaboration avec H. Alezais (*A. de P.*, 1898). — *L'Institut antirabique de Marseille. Résultats statistiques pour 1897* (en collaboration avec H. Alezais) (*Marseille médical*, 1898). — *Corps pituitaire et tension sanguine* (*B. B.*, 1899). — *Action des sécrétions internes sur les centres vaso-moteurs* (*A. F. A. S. Congrès de Boulogne-sur-Mer*, 1899). — *Action des extraits d'hypophyse et de capsules surrénales sur les centres vaso-moteurs* (*Volume jubilaire de la Société de Biologie*, 1899). — *L'Institut antirabique de Marseille. Résultats statistiques pour 1898* (en collaboration avec H. Alezais) (*Marseille médical*, 1899). — *Lésions histologiques de la rage. Comm. au Comité médical des Bouches-du-Rhône* (*Marseille médical*, 1900). — *Sécrétions internes et pression sanguine* (*XIIIe Con-*

grès intern. de médecine, Paris, 1900; *Archives provinciales de médecine*, n° 10, 1900). — *L'Institut antirabique de Marseille. Résultats statistiques pour 1899* (en collaboration avec H. Alezais) (*Marseille médical*, 1900). — *Recherches physiologiques sur le poison des flèches des Somalis* (en collaboration avec E. Boinet) (*Journ. de physiol. et de pathol. générale*, mars 1901). — *Enquête sur l'enseignement supérieur* (*Bull. médical*, mai 1901). — *L'Institut antirabique de Marseille. Résultats statistiques pour 1900* (en collaboration avec H. Alezais) (*Marseille médical*, 1902). — *Modifications des gaz du sang sous l'influence du chlorure d'éthyle, du croton-chloral et du chloralose* (*B. B.*, 1902). — *Danger du principe actif des capsules surrénales dialysé* (*B. B.*, 1902). — *L'Institut antirabique de Marseille. Résultats statistiques pour 1901* (en collaboration avec H. Alezais) (*Marseille médical*, 1903). — *Les gaz du sang dans l'anesthésie par l'amylène* (*B. B.*, 1903). — *Action de l'adrénaline sur les vaisseaux* (*B. B.*, 1903). — *Les gaz du sang dans l'anesthésie par le bromure d'éthyle* (*B. B.*, 1903). — *Les gaz du sang dans divers procédés d'anesthésie et en particulier dans l'emploi du protoxyde d'azote* (*Congr. de médecine de Madrid*, avril 1903). — *Les gaz du sang dans l'anesthésie par le protoxyde d'azote* (*B. B.*, 1903). — *Action des vieilles solutions d'adrénaline* (*B. B.*, 1904). — *Que devient l'adrénaline dans l'organisme?* (*B. B.*, 1904). — *Protoxyde d'azote. Action sur la respiration et la circulation* (*B. B.*, 1904). — *Destruction de l'adrénaline dans l'organisme* (*B. B.*, 1904). — *L'Institut antirabique de Marseille. Résultats statistiques de 1893 à 1903* (*Marseille médical*, 1904). — *Rôle des glandes* (*Marseille médical*, 1904). — *Diagnostic expérimental de la rage* (*B. B.*, 1904). — *Le suc salivaire des Céphalopodes est un poison nerveux pour les crustacés* (en collaboration avec A. Briot) (*B. B.*, 1905). — *Technique physiologique* (*Marseille médical*, 1905). — *Sur le suc salivaire des Céphalopodes* (en collaboration avec A. Briot) (*J. de physiol. et de pathol. générale*, 1906). — *Emploi de la canule à courant normal. Technique physiologique* (*Marseille médical*, 1906). — *L'abbé Faria, causerie d'après le livre du Dr Dalgado* (*Ac. des Sciences, Lettres et Arts de Marseille, Marseille médical*, 1906). — *Note sur les cellules glandulaires de l'hypophyse du cheval* (*B. B.*, 1906). — *Sur le rôle de l'hypophyse* (*B. B.*, 1907). — *Présentation d'un chien hypophysectomisé* (*B. B.*, 1908). — *Inexcitabilité de l'hypophyse* (*B. B.*, 1908). — *L'hypophyse est-elle un centre réflexe circulatoire?* (*Marseille médical*, 1908). — *Pénétration par la voie nerveuse de la sécrétion interne de l'hypophyse* (*B. B.*, 1908). — *Contribution à la physiologie de l'hypophyse. L'hypophyse est-elle directement excitable?* (*J. de physiol. et de pathol. générale*, 1909). — *Allocution au Cinquantenaire de l'Association générale des médecins de France, Paris*, 1909. — *Quelques données sur les dimensions et le poids de l'hypophyse* (*Marseille médical*, 1909). — *Sur le mode d'action de la sécrétion hypophysaire* (*Marseille médical*, 1909). — *Action différente des lobes hypophysaires sur la coagulation du sang de chien* (*B. B.*, 1909). — *Sur les pigmentophores du lobe nerveux de l'hypophyse* (en collaboration avec Peyron) (*B. B.*, 1911). — *Adiposité hypophysaire expérimentale* (*B. B.*, 1911). — *Lésions du système endocrine, consécutives à une hypophysectomie subtotale, ayant entraîné la mort au bout de huit mois* (en collaboration avec Peyron) (*B. B.*, 1911). — *Contribution à l'étude des synergies hypophyso-glandulaires. Les résultats de l'hypophysectomie subtotale avec survie prolongée* (en collaboration avec Peyron (*Acad. de médecine*, 23 avril 1912). — *Action du gui du genévrier sur la pression sanguine* (*B. B.*, 1912). — *Action du gui du genévrier sur la pression et sur le cœur* (*B. B.*, 1912). — *Action du gui sur le cœur* (*A. F. A. S. Congrès de Nîmes*, 1912). — *Relations synergiques de l'hypophyse et du pancréas* (en collaboration avec Peyron) (*A. F. A. S., Congrès de Nîmes*, 1912). — *La vaccination antityphique* (en collaboration avec J. Livon) (*Marseille médical*, 1912). — *Sur les phénomènes de stase de la substance colloïde dans la région interlobaire de l'hypophyse* (en collaboration avec Peyron) (*B. B.*, 1912). — *Action du gui du genévrier sur la circulation et sur le cœur* (*Livre jubilaire du prof.* Ch. Richet, 1912). — *Sur les synergies glandulaires à propos de la communication de* Maignon (de Lyon) *sur l'influence des saisons et des glandes génitales sur les combustions respiratoires chez le cobaye* (*A. F. A. S., Congrès de Tunis*, mars 1913). — *Contribution à l'étude du sérum hypophysotoxique* (*B. B.*, 1914). — Articles : *Absinthe, Absinthine, Absinthisme, Acétamide, Acétanilide, Acétates, Acide acétique, Acétone, Acétonurie, Aconitine, Amygdaline, Apomorphine, Aspidospermine, Brucine, Buxine, Café, Caféine, Camphre, Cantharides, Cantharidine, Cicutine, Cobaye, Codéine, Croton-Chloral, Glandes, Hypophyse, Nerfs laryngés* du *Dict. de Physiologie*. — *Revues, analyses* dans *Marseille médical*.

Ouvrages. — *Manuel de vivisections,* 1 vol. in-8 avec fig. noires et color., Paris, J.-B. Baillière et fils, 1882). — *Travaux de Physiologie expérimentale :* 1re série, 1890-1891, Paris, J.-B. Baillière et fils, 1892. — 2e série, 1894-1898, Paris, J.-B. Baillière et fils, 1900. — 3e série, Paris, J.-B. Baillière et fils. 1910.

LOBÉLINE. — Alcaloïde extrait par H. et G. Lloyd de *Lobelia inflata*. Elle a été surtout étudiée par Dreser; car les nombreuses observations médicales sur sa soi-disant action thérapeutique n'ont pas un grand intérêt physiologique, et d'ailleurs on en a abandonné l'emploi (V. aussi Paschkis et Smita, *Monatsch. f. Chemie*, 1890, 131) ($C^{18}H^{23}NO^{2}$).

On la prépare en traitant les graines par l'alcool; on défèque par l'acétate de plomb, et on obtient finalement un chloroplatinate qui cristallise.

Dreser, qui a opéré avec un produit très pur, a constaté que la dose par kilogramme de 0,001 de sel (chlorhydrate) avait déjà des effets émétisants et rendait la respiration difficile. Il considère que la lobéline est essentiellement un poison bulbaire, agissant sur le centre de la respiration. Si la dose est forte, la mort survient par paralysie de la respiration. Avec des doses faibles la respiration est accélérée, même après la section des nerfs vagues, et la ventilation pulmonaire est augmentée. La lobéline paralyse aussi l'action du nerf vague sur le cœur, même à doses relativement faibles.

L'action sur les muscles lisses des bronches est plus douteuse.

Quant à l'effet de la lobéline sur la pression artérielle, elle a été étudiée avec soin par J. Ott. Il y a d'abord une élévation de pression (due à une contraction des capillaires et à une excitation des centres nerveux vaso-constricteurs). A dose plus forte, la pression baisse.

Chez les grenouilles, après une période d'excitation passagère, la lobéline produit une sorte d'état narcotique général, et finalement elle agit comme poison curarisant.

L'effet émétisant est constant chez les chiens et les chats; et, si Chouppe et Pinet n'ont pas pu l'obtenir, c'est qu'ils ont introduit le poison par voie stomacale et non par voie hypodermique.

En somme, ce qui domine l'histoire physiologique de la lobéline, c'est son action sur les centres respiratoires. L'aspidospermine, qui a à peu près la même influence, est moins active.

Sur l'homme on a constaté quelques cas de mort, en général dus à l'ingestion de doses trop fortes d'extrait aqueux de *L. inflata*, recommandé par des charlatans. Taylor dit que la dose toxique pour les feuilles est de 1 gramme, et que la dose mortelle est 4 fois plus forte. Les accidents de l'intoxication sont des vomissements, de la diarrhée, une prostration extrême, une angoisse respiratoire, et parfois des convulsions.

Bibliographie. — Dreser. *Pharmakologische Untersuchungen über das Lobelin der L. inflata* (*A. P. P.*, 1889, xxvi, 237-266). — Chouppe et Pinet. *Quelques recherches sur l'action de la lobéline* (*B. B.*, 1887, 291-293). — Bliedtner. *Beitrag zur Kenntniss der Wirkung der Lobelin* (*Th. inaug.*, Kiel, 1891). — Dragendorff. *Lobelia Alkaloïde* (*Pharm. Zeitsch. f. Russland*, 1886, xxv, 353-358). — Rosen. *Chemische und pharmakologische Untersuchungen über die L. nicotianæ folia* (*Ibid.*, 1886, xxv, 494). — Altamirano (F.). *Apuntes para el estudio de la accion fisiologica e terapeutica de la L. laxiflora* (*Estudio*, Mexico, 1891, 13-15). — Siebert (C.). *Beitrag zur Kenntniss des Lobelins und Lupanins* (*Th. inaug*, Erlangen, 1891). — Ott. *Note on the action of Lobelina on the circulation* (*Boston med. and surg. Journ.*, 1875, xcii, 124-128, et *Philad. med. Times*, 1876, vi, 121-125).

On trouvera dans l'*Index Catalogue*, viii, 301, 1887, de nombreuses citations bibliographiques sur l'emploi de la *Lobelia inflata* en médecine, notamment pour ses effets anti-syphilitiques ou anti-asthmatiques, et aussi sur les cas d'empoisonnement qui sont assez nombreux (Brown, 1836; Davis, 1844; Wood, 1850; H. Johnson, 1858; Tidy, 1869, etc.).

A consulter au point de vue historique le travail important de J.-U. et G.-G. Lloyd, *Historical researches on Lobelia inflata* (*Pharmaceutical Journal and Transactions*, (3), xvii, 1886, 566).

LOCANIQUE (Acide). — Principe colorant du lokao ou vert de Chine ($C^{42}H^{48}O^{27}$).

LOCOMOTION. — On appelle Locomotion (*loco movere*, transporter d'un lieu dans un autre) cet acte ou cette série d'actes physiologiques par lesquels un être vivant arrive à se déplacer dans l'espace en totalité. C'est du moins cette locomotion naturelle qui seule nous intéresse, à l'exclusion de tout autre système artificiel.

Tout est en mouvement, dans la nature. La matière que nous appelons inerte est elle-même toujours en état de transformation, de sorte qu'il est difficile de dire où commence la vie et où elle finit.

La cellule organisée, végétale ou animale, constitue, selon les conventions admises, le premier principe auquel on reconnaît la vie; mais celle-ci ne peut durer un seul instant qu'à la condition d'avoir des rapports constants, interrompus, avec le milieu extérieur.

Or tous les échanges chimiques ou physiques qui sont la base même de la vie ne se conçoivent pas sans transport de matière et, par conséquent, sans mouvement.

La digestion, la respiration, la circulation, les échanges cellulaires, etc., qui sont des travaux d'élaboration, de transport, d'assimilation de l'aliment, d'élimination des déchets, nécessitent des mouvements très complexes, caractéristiques de la vie, dont ils sont en quelque sorte l'essence. Mais leur existence même est liée à la présence constante de l'aliment.

Un grand nombre d'êtres vivants le trouvent sur place. Tels sont les végétaux et les animaux fixés. La nature s'est chargée de pourvoir à leur subsistance, en leur apportant tous les matériaux nécessaires à leur vie, sans qu'ils aient à se déplacer. S'ils n'ont pas d'appareil locomoteur, c'est qu'il leur serait inutile, car tout change autour d'eux. Ils jouissent donc d'une vraie *locomotion relative*.

Mais la plupart des animaux doivent aller à la recherche de leur nourriture et posséder un appareil locomoteur approprié à leur genre de vie, adapté au milieu dans lequel ils vivent et, d'une façon générale, rendu nécessaire par les conditions extérieures.

Le degré d'évolution influe également, non sur le principe même du moyen locomoteur, mais sur sa forme extérieure, et surtout sur son degré de perfection. Or le nombre des espèces composant la série animale est immense, leur forme, leur genre de vie varient à l'infini, et leurs organes locomoteurs suivent une échelle parallèle. Depuis le mouvement de l'amibe jusqu'au vol de l'oiseau on trouverait par milliers d'échelons, des êtres se distinguant tous de leurs voisins par quelque caractère.

Aussi n'entre-t-il pas dans notre programme de faire une revue complète de la locomotion dans le règne animal, mais d'en fixer quelques types qui renferment tous les autres, parce qu'ils sont, ces autres, portés à leur plus haut degré de perfection.

On distingue généralement trois sortes de locomotions, selon qu'elle est terrestre, aquatique ou aérienne. Cette façon de diviser en trois groupes la locomotion animale est indirecte et arbitraire, car cette classification a pour base non une différence dans le système ou moyen mécanique, mais l'élément dans lequel ou à la surface duquel se meut et vit l'animal. Elle a cependant le mérite de correspondre d'une façon générale aux trois types de locomotion les plus différenciés de la série animale, car l'élément influe ici d'une façon considérable sur la fonction, et la fonction a créé l'organe approprié à cet élément.

Nous passerons en revue les différents modes de locomotion terrestre sauf la reptation (voir **Reptation**). La locomotion aquatique ou **Natation** fera l'objet d'un article spécial, ainsi que la locomotion aérienne, qui sera traitée à l'article **Vol**.

Nous allons d'abord rappeler quelques principes généraux de mécanique, qu'il est absolument nécessaire de connaître pour comprendre la physiologie de la locomotion.

I. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

A) **Le mouvement en général.** — Un mouvement est un déplacement d'une masse dans l'espace. Ce phénomène ne peut se concevoir sans que la masse ait reçu, à un moment donné, une impulsion résultant de l'action d'une *force*

Nous disons *à un moment donné*, car il n'est pas nécessaire que la force agisse d'une façon constante. En effet, *en vertu de son inertie*, une masse ayant reçu une impulsion qui lui a communiqué une certaine quantité de mouvement, continue à se déplacer, jusqu'à ce que des frottements ou des forces inverses soient venus annihiler l'effet de cette première impulsion.

La force est donc l'élément fondamental de tout mouvement. Mais son existence est absolument liée à celle de la masse à mouvoir. Elle suppose également l'existence d'une autre masse qui sert de point d'appui à la première, et réciproquement.

En principe ces masses peuvent l'une et l'autre être quelconques. La force aura un point d'application sur chacune des masses, et elle imprimera à chacune d'elles une quantité de mouvement égale. C'est le grand principe de l'égalité de l'action et de la réaction.

Pour nous l'expliquer d'une manière simple, supposons (fig. 22) deux sphères homogènes M et M' réunies par un ressort à boudin (F tendu qui représente la force.

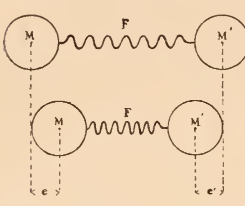


Fig. 22. — M, M', masses à mouvoir; F, ressort; *e*, *e'*, espaces parcourus par l'une et l'autre masse sous l'influence du ressort F.

Il est facile de voir que ce ressort va exercer sur les sphères un effort égal et de sens inverse, et qu'il va tendre à les rapprocher. Si à un moment donné on laisse le ressort agir en délivrant les deux masses en même temps, il va communiquer à chacune d'elles une égale quantité de mouvement. Ainsi, si les deux masses sont de même poids, elles vont se rapprocher d'une même quantité.

$$Me = M'e' \quad \text{et} \quad e = e'$$

Mais, si les masses sont inégales, les chemins parcourus seront en raison inverse de ces masses.

$$\frac{M}{M'} = \frac{e}{e'}$$

Si l'une des masses (M) est infinie par rapport à l'autre, son déplacement sera infiniment petit; mais par contre le déplacement (e') de la masse (M') sera maximum, et égal au raccourcissement total du ressort moteur, c'est-à-dire que le rendement du ressort moteur sera maximum par rapport à la masse M', la masse M étant devenue un point fixe.

On peut donc poser cette loi générale, qui est le corollaire de ce qui précède : *Le rendement, en travail utile, d'une force, sera en raison directe de la fixité relative du point d'appui.*

Le point d'appui, qui influe d'une manière aussi considérable sur l'économie de travail, a donc en locomotion une importance exceptionnelle et ses caractères généraux ont une grande part non seulement dans la morphogénie des organes locomoteurs des animaux, mais aussi dans leur mode d'action : il est nécessaire de faire ressortir ces caractères.

B) **Le point d'appui.** — Pour être fixe, un point d'appui doit résister efficacement à l'action mécanique représentée par la force qui agit sur lui. Il doit donc être d'autant plus solide que la masse à mouvoir est plus grande et que la force qui meut cette masse est plus énergique.

Celle-ci produit à la surface du point d'appui une certaine pression p qui est définie mathématiquement par la relation :

$$p = \frac{F}{S}$$

où p est cette pression, F, la force et S la grandeur de la surface de contact.

La résistance R offerte par le point d'appui doit être au moins égale à la pression que la force exerce sur lui ; on peut donc poser :

$$p = R = \frac{F}{S}$$

Ce que l'on peut traduire ainsi : La résistance d'un point d'appui doit être en raison directe de l'effort qu'il devra supporter et en raison inverse de la surface de contact.

Si pour un même effort, la solidité du point d'appui diminue, on pourra compenser cette insuffisance par une augmentation de la surface d'appui. Ainsi le chameau peut marcher sur le sable du désert, qui n'offre qu'un point d'appui mouvant, parce qu'il s'appuie sur lui par de larges surfaces, qui rendent sa résistance efficace.

L'oiseau de son côté possède de très grandes surfaces, qui seules trouvent sur le point d'appui fluide et léger qu'est l'air une résistance suffisante.

Quand le point d'appui est solide, la terre ferme, par exemple, les surfaces de contact de l'animal sont petites, quelles que soient les autres propriétés physiques du point d'appui et en particulier sa densité. Mais il n'en est pas de même si le point d'appui est fluide comme l'eau et l'air. La résistance du point d'appui est alors en raison directe de sa densité et de la surface de contact, et proportionnelle au carré de la vitesse du mouvement. Ce que l'on exprime par la formule générale

$$R = SV^2K$$

où R est cette résistance, S la surface de contact ou surface de pression, V la vitesse du mouvement et K un coefficient qui varie avec la densité du fluide, sa viscosité et aussi, d'après les expériences les plus récentes, avec la vitesse[1].

Il est important ici d'attirer l'attention sur l'élément vitesse, qui influe tant sur la résistance du fluide.

Si nous examinons la formule

$$R = (K)SV^2$$

nous voyons que V^2 est un facteur dont les valeurs croissent en progression géométrique, tandis que les autres facteurs K et S sont des facteurs simples arithmétiques.

En résumé, le point d'appui doit posséder des propriétés physiques et mécaniques appropriées à l'intensité de l'effort moteur et à la façon dont cet effort se produit. Il peut être, soit solide et de masse relativement grande quand cet effort est grand ou s'exerce par l'intermédiaire de petites surfaces ; soit liquide, quand l'action est relativement faible et s'exerce sur des surfaces relativement grandes ; soit gazeux, quand l'action, quelle que soit du reste son intensité, s'exerce par l'intermédiaire de surfaces relativement très grandes ou que celles-ci se meuvent avec une grande vitesse.

C) **La force motrice et son adaptation au mouvement.** — Pour qu'un être vivant puisse se déplacer à sa volonté, c'est-à-dire posséder un moyen de locomotion véritable, il est de toute nécessité qu'il possède un moteur. Le protoplasme, d'une façon générale, a pour qualité primordiale la motilité. Nous ne pouvons pas le suivre dans toutes ses manifestations, ni chercher en lui le premier rudiment de la force motrice. Mais il est un tissu profondément différencié dont le mouvement semble être l'unique attribut. C'est le tissu musculaire. C'est donc le muscle que nous prendrons comme type du moteur animal. Nous renvoyons à l'article **Muscle**, pour tout ce qui concerne sa structure, sa constitution chimique, son rendement comme moteur, etc. Nous nous occuperons seulement ici des moyens qu'il emploie pour devenir un organe locomoteur.

Nous avons vu précédemment que, pour mouvoir une masse, une force devait avoir deux points d'application, l'un sur cette masse et l'autre sur une autre masse servant de point d'appui.

Or tout muscle travaille en se raccourcissant. On ne conçoit pas en effet comment un muscle pourrait en s'allongeant fournir un effort de quelque importance. Ce n'est donc qu'en rapprochant l'un de l'autre ses deux points d'insertions qu'il pourra travailler utilement. Ce mouvement de rapprochement est très limité, et se réduit au cin-

1. Pour l'air en particulier, le coefficient K n'a pas une valeur fixe : il varie non seulement avec l'angle d'attaque, mais aussi avec la vitesse, de sorte que la résistance totale R croîtrait, si l'on considérait K comme un coefficient constant pour un même angle, plus vite que le carré de la vitesse.

quième environ de la longueur de la portion charnue de la fibre musculaire. Ce n'est donc que par une série de mouvements alternatifs s'ajoutant les uns aux autres, que le muscle arrivera à produire des mouvements de grandeur illimitée. D'autre part ces mouvements alternatifs ne sont possibles que s'il existe deux forces inverses agissant l'une après l'autre.

Cette deuxième force sera constituée par un muscle antagoniste. Mais un lien mécanique est nécessaire entre ces deux muscles pour qu'il puisse former un couple antagoniste. Ce lien est constitué par le levier qui devient par conséquent l'accessoire indispensable, non seulement à ce simple point de vue de servir de lien entre deux forces inverses mais également pour modifier, transformer la force musculaire suivant les besoins. D'une façon générale il amplifie le mouvement, transformant la contraction puissante, mais courte, du muscle en un mouvement plus ample et plus rapide, mais de puissance moindre.

Pour exposer d'une façon plus claire ces deux fonctions du levier, examinons le mécanisme représenté dans la figure 23; supposons un levier L articulé en o avec un autre levier L' et dépassant de part et d'autre l'articulation. En m s'attache un muscle M et en m' un autre muscle M'. Si M se contracte, l'extrémité m du levier L va être entraîné vers A, tandis que m' va s'en éloigner et le muscle M' va s'allonger nécessairement. Si les deux muscles venaient à se contracter ensemble avec la même énergie, aucun mouvement ne se produirait, mais les leviers L et L' formeraient un ensemble rigide. Si les deux muscles se contractaient avec une énergie différente, c'est le plus fort qui entraînerait de son côté son point d'insertion. Dans un tel cas, le rendement de la force motrice pourrait être aussi mauvais que l'on voudrait. Les deux muscles M M' ne doivent donc jamais se contracter ensemble, pour un bon rendement mécanique.

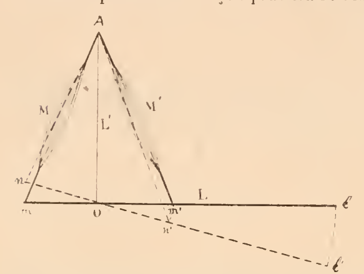


Fig. 23. — L et L', leviers articulés au point O ; M et M', muscles ; A, point d'attache supérieur des muscles M et M' ; m et m', points d'attache inférieurs sur le levier L ; n et n', position des points d'attache $m m'$ après contraction du muscle M ; $l l'$, trajet de l'extrémité du levier L par contraction du muscle M.

Examinons maintenant ce qui se passera au point l, extrémité du levier la plus éloignée de l'articulation o et des points d'insertion m et m'. Si M se contracte avec une certaine énergie et entraîne le point m jusqu'en n, cette distance $m n$ représentera le chemin parcouru par le point d'application de la force F, et le travail de cette force sera :

$$F \times (mn')$$

D'un autre côté, le levier étant rigide, le point l décrira autour du point o un autre arc $l\ l'$ tel que :

$$\frac{(ol)}{(ll')} = \frac{(om)}{(mn)}$$

La force F du muscle et l'effort f en l seront inversement proportionnels à leur bras de levier (om) et (ol) qui sont les rayons des cercles décrits. Il s'ensuit qu'ils sont également inversement proportionnels aux arcs, d'où :

$$\frac{F}{f} = \frac{ll'}{mn'}$$

ou

$$F(mn') = f(ll')$$

On retrouve donc au point l tout le travail fourni par le muscle sans perte aucune, abstraction faite des pertes par frottement, et on voit les avantages de l'emploi du levier,

qui constitue non seulement un substratum rigide par l'intermédiaire duquel le muscle peut transmettre ses efforts, mais aussi un transformateur de l'énergie musculaire, indispensable dans la plupart des conditions où celui-ci est appelé à travailler.

On trouve dans le règne animal les trois genres de levier (fig. 24).

Les vertèbres de l'homme sont des leviers du premier genre où le point d'appui est entre la résistance et la puissance.

Le tarse de l'homme et des quadrupèdes en général, constitue, pris en bloc, un levier du deuxième genre où la résistance (poids à soulever) se trouve entre l'appui (contact avec le sol, pointe du pied de l'homme, sabot du cheval etc.) et la puissance (insertion du biceps sural sur le calcanéum).

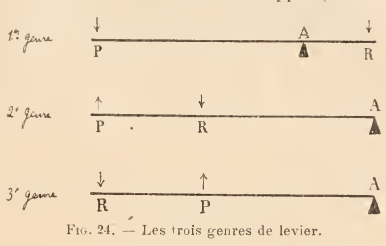


Fig. 24. — Les trois genres de levier.

Le mandibule chez l'homme et les animaux constitue un levier du troisième genre si l'on considère que l'insertion des masséters constitue le point d'application de la puissance, les condyles le point d'appui, et les incisives par exemple celui de la résistance.

Nous devons dire toutefois que cette façon de considérer trois formes de leviers est plus ou moins arbitraire, du moins en ce qui concerne la locomotion. Les divers segments du squelette peuvent en effet constituer tour à tour des leviers de tous les genres : ainsi le cubitus de l'homme est un levier du premier genre quand un athlète élève un poids au-dessus de sa tête, ce poids constituant la résistance; l'articulation, le point d'appui; et le triceps brachial, la puissance. Il devient du deuxième genre dans l'acte de marcher sur les mains, le triceps étant toujours le muscle en travail. Enfin il devient du troisième genre quand on s'élève à la barre fixe et que le biceps se contracte.

Fig. 25. — Schéma moutrant que trois muscles sont nécessaires pour produire des mouvements en tous sens dans une articulation universelle. A, B, C, muscles ; L, section d'un levier sur lequel ces muscles s'attachent par leur bout mobile.

Il n'existe donc en réalité qu'un seul levier dont la forme et l'adaptation varie. Ce levier comporte un ou plusieurs points d'application de la puissance et deux autres points d'application qui peuvent tour à tour, suivant les cas, être appui ou résistance.

La grande variété de mouvements qui constitue la locomotion, surtout chez les vertébrés supérieurs, exige également une grande variété dans la structure des divers appareils qui les produisent. Ce facteur intervient non seulement pour fixer la forme des leviers osseux, mais aussi pour fixer le nombre, la puissance des muscles et les rapports de ces muscle entre eux.

D'après Sappey, il existe quatre modes principaux de mouvements : l'*opposition*, la *circumduction*, la *rotation* et le *glissement*.

Les mouvements d'opposition sont des mouvements simples de charnière; ce sont les plus répandus.

Ils exigent la présence de deux catégories de muscles opposés les uns aux autres. Ces muscles peuvent être composés de faisceaux synergiques concourant au même but.

Les mouvements de circumduction sont plus complexes. Ils se réduisent à des mouvements d'opposition qui peuvent avoir lieu dans tous les plans.

Ici l'articulation doit être universelle, telle que, par exemple, l'articulation scapulo-humérale. Trois muscles au minimum sont nécessaires, et ils doivent être disposés en étoile de telle façon qu'ils puissent être deux par deux synergiques ou antagonistes. Supposons en effet (fig. 25) trois muscles (A B C) s'insérant sur un même levier L, vu en bout. S'ils se contractent l'un après l'autre, ce levier sera attiré tour à tour vers les points A B ou C quand les muscles correspondants se contracteront. Mais si, par exemple,

A et B se contractent ensemble avec la même énergie, le levier L prendra une direction L D, qui est celle de la résultante des deux efforts musculaires. Si B se contracte avec C, la direction sera L E ; si C se contracte avec A, ce sera L *f*. Toutes les directions intermédiaires seront données par des efforts musculaires tels que la résultante ait la direction donnée. On voit aussi que le mouvement peut s'effectuer non seulement suivant tous les rayons d'un même cercle, mais aussi suivant toutes sortes de cercles, ou de courbes, quelles qu'elles soient.

Le mouvement de rotation est un mouvement suivant l'axe du levier. Ce mouvement ne peut pas, dans le règne animal, être circulaire continu. Ce ne peut être qu'un mouvement circulaire alternatif. L'articulation atloïdo-axoïdienne est le type du genre. Malgré l'opinion de Sappey qui considère ce genre de mouvement comme différent des mouvements de circumduction, nous croyons qu'ils peuvent jusqu'à un certain point se confondre. D'une façon générale, et sauf des cas très particuliers, les deux mouvements coexistent dans la même articulation. Les deux articulations scapulo-humérale et coxo-fémorale les possèdent. Les mêmes muscles peuvent même dans bien des cas concourir à produire les deux genres de mouvements. Le glissement existe dans toutes les diarthroses. Il accompagne nécessairement tous les mouvements articulaires proprements dits, quels qu'ils soient. Ils constituent une résistance passive, et non un mouvement articulaire véritable.

Nous ne pouvons entrer dans le détail ni décrire une à une les diverses formes articulaires que l'on rencontre chez l'animal, nous ne pouvons pour cela que renvoyer aux traités spéciaux. Les quelques caractères énoncés ci-dessus suffisent, croyons-nous, à montrer le mécanisme général des mouvement articulaires.

Du jeu des antagonistes. — Nous avons dit que, pour un bon rendement du travail moteur, un muscle ne devait jamais se contracter en même temps que son antagoniste. Disons tout de suite qu'à notre avis ceci constitue un principe de mécanique qu'il n'est pas possible de révoquer en doute, puisque, les deux muscles constituant deux forces de direction contraire, leur résultante étant égale à leur différence, il s'ensuivrait une perte d'énergie égale à deux fois la plus petite des deux composantes.

Toutefois certains auteurs, Winslow, Duchenne de Boulogne, Demeny, ont constaté, du moins dans certains mouvements, la contraction simultanée de deux muscles ou groupes de muscles antagonistes. Duchenne de Boulogne est même arrivé à cette conclusion qu'il existe une harmonie entre les muscles ou groupe de muscles antagonistes, les uns produisant les mouvements et les autres entrant en jeu pour le modérer.

Quel avantage pourrait bien résulter de cette contraction simultanée et inégale? Ne serait-il pas plus simple que le muscle producteur du mouvement agît avec une force adéquate à l'effort à produire, sans faire intervenir un autre muscle modérateur pour absorber un excès de force au détriment du rendement mécanique de la machine animale? Quel autre facteur pourrait-on faire intervenir pour justifier cette théorie? Nous n'en voyons pas.

Cependant Beaunis entreprit sur la grenouille une série d'expériences afin de justifier cette théorie. Cet auteur a fait ses expériences sur les muscles gastro-cnémiens d'une part, et tibial antérieur et péronier, d'autre part, tous détachés du squelette par une extrémité et reliés à un dispositif permettant d'enregistrer leurs contractions. En excitant la grenouille pour provoquer des contractions réflexes, il constata les faits suivants (cités d'après Paul Richer) :

1° *Les deux muscles (ou groupes de muscles) antagonistes se contractent simultanément : c'est le cas le plus habituel, le type normal;*

2° *Un seul des muscles se contracte, l'autre reste immobile; c'est l'exception;*

3° *Un des muscles se contracte, le muscle antagoniste se relâche et s'allonge.*

Ces deux derniers faits s'expliquent d'eux-mêmes, quoique, pour le dernier, nous nous refusions à accorder une puissance appréciable à un muscle qui se distend. Quant au premier fait, le plus important, il a été ainsi interprété suivant la théorie de Duchenne : les deux contractions sont inégales, et c'est la plus énergique qui l'emporte sur l'autre.

Nous devons ajouter que, dans les expériences de Beaunis, l'animal étant attaché

sur une planchette, les tendons sectionnés. rien ne donne une indication du sens du mouvement que l'animal désirait exécuter; et rien n'indique qu'aucun mouvement dans un sens ou dans l'autre se fût produit si l'animal eût été dans son état normal.

Demeny, ayant fait par la méthode graphique une série d'expériences sur l'antagonisme musculaire, les résume de la façon suivante :

« Dans les contractions statiques énergiques, les antagonistes se contractent synergiquement, soit pour immobiliser un segment osseux, soit pour empêcher la disjonction des surfaces articulaires quand les deux segments sont dans le prolongement l'un de l'autre.

« Si l'on résiste statiquement contre un effort qui tend à produire la flexion ou l'extension, les antagonistes de ce mouvement se relâchent.

« Les antagonistes se relâchent aussi pendant le mouvement toutes les fois qu'une

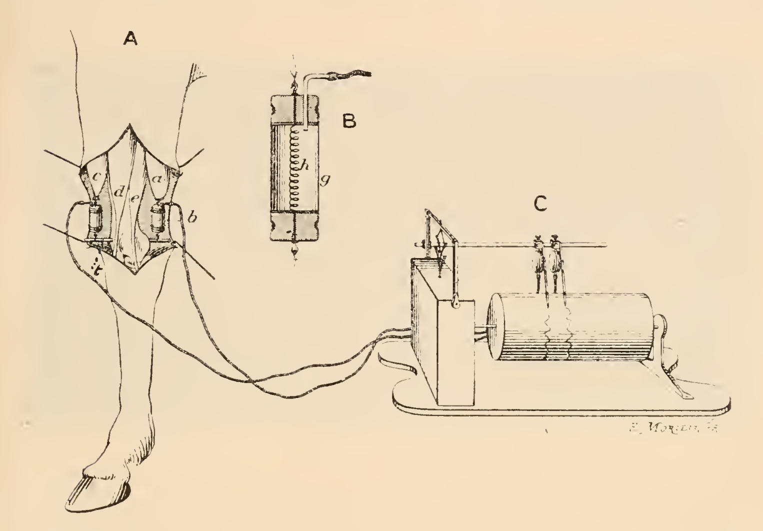


Fig. 26. — A, membre antérieur de cheval, préparé pour étudier le fonctionnement des muscles antagonistes : *a*, fléchisseur externe et *c*, extenseur antérieur du métacarpe; *t*, tige de fer introduite dans le radius; *b*, appareil de liaison du muscle et de la tige de fer.
B, appareil de liaison composé de : *g*, manchon en caoutchouc, bouché aux extrémités et présentant en haut un tube de sortie pour transmission par air ; *h*, ressort intérieur puissant.
C, appareil enregistreur portant deux tambours de Marey, reliés aux deux petits appareils *b* adaptés aux deux muscles sectionnés de l'animal (J. Athanasiu).

résistance extérieure agit dans le sens de leur action, que cette résistance extérieure soit vaincue ou non par les muscles qui luttent contre elle, que ces muscles se raccourcissent ou bien subissent une élongation.

« Dans les mouvements naturels, il y a en général synergie des antagonistes.

« Dans les mouvements à vitesse lente et uniforme, il y a action simultanée des antagonistes.

« Dans les mouvements à vitesse variable, les antagonistes agissent comme modérateurs de la vitesse et entrent en jeu un peu avant que le mouvement ait cessé ou changé de sens.

« Les antagonistes réagissent les uns sur les autres passivement par l'intermédiaire des os. »

Ces conclusions ne sont pas, à notre avis, suffisamment précises. Toutefois l'auteur

reconnaît que, quand un muscle lutte contre une force inverse, son antagoniste se relâche ; mais il n'insiste pas suffisamment sur ce qu'il entend par mouvements naturels, par mouvements à vitesse lente et uniforme ou à vitesse variable, dans lesquels il y aurait synergie des antagonistes.

Tous les mouvements, quels qu'ils soient, sont le résultat de l'action d'une force luttant contre une force inverse. Si un muscle travaille à vaincre cette dernière, son antagoniste va-t-il toujours, ou seulement dans quelques cas, agir comme un frein ?

Si ces cas ne sont pas autrement précisés, il nous semble qu'il y a contradiction entre la première partie et la seconde des conclusions de Demeny.

L'expérience suivante d'Athanasiu (1902) semble réfuter d'une façon complète la théorie de la contraction simultanée des muscles antagonistes et réduire à néant l'interprétation qui a été donnée par Beaunis des faits expérimentaux. La technique suivie semble mettre les faits expérimentaux à l'abri de toute interprétation erronée; laissons la parole à l'auteur :

« Une tige de fer est introduite, d'avant en arrière, dans l'os radius, près de son



Fig. 27. — Tracés obtenus par Athanasiu au moyen du dispositif indiqué fig. 26.

extrémité inférieure (fig. 26, A). Les tendons sectionnés des muscles, fléchisseur externe et extenseur antérieur du métacarpe (parfaitement antagonistes) sont attachés à la tige de fer au moyen de deux appareils (myographes à air). Notre myographe (fig. 26, B) se compose d'un manchon de caoutchouc *g*, bouché aux extrémités, et au milieu duquel se trouve un ressort en laiton *h*. L'intérieur de ce manchon est mis en communication par un tube de caoutchouc avec un tambour de Marey. Les deux tambours sont disposés dans la même position pour avoir une inscription horizontale (fig. 26, C). On prend une ligne de zéro qui est donnée par la position dans laquelle ces muscles se trouvent, quand le membre s'appuie fermement sur le sol ; pour obtenir ce résultat un aide lève le membre du côté opposé. L'animal est ensuite mis en marche, l'appareil étant porté par un aide qui suit de près l'animal. »

Il est à remarquer que les tendons, ici, comme dans les expériences de Beaunis, sont sectionnés à leur partie inférieure, et on pourrait conclure de ce fait qu'il y a similitude dans la technique. Il n'en est rien ; car, si les tendons ont d'abord été coupés, ils sont de nouveau reliés au squelette par l'intermédiaire du ressort et de la tige de fer. Mécaniquement les rapports normaux sont conservés, ce qui n'avait pas lieu dans les expériences de Beaunis. La preuve la plus manifeste qu'il en est ainsi, c'est que l'animal peut marcher.

Et J. Athanasiu de conclure : « L'analyse des graphiques de la figure 27 nous montre que les deux muscles antagonistes ne se contractent pas en même temps, puisque leurs courbes sont de sens contraire. De plus, l'antagoniste qui n'est pas en

activité se rétracte au delà de sa tonicité (qui dans notre cas est mesurée par la tension des ressorts métalliques). En effet les lignes de relâchement descendent au-dessous de la ligne de zéro. »

Paul Richer a également cherché à vérifier les faits énoncés par Beaunis. Il l'a fait chez l'homme dans le jeu normal de ses muscles. Nous ne pouvons entrer dans le détail de ses expériences. Nous dirons seulement qu'il distingue deux sortes de mouvements :

A) Les mouvements lents, et B) les mouvements rapides. Les conclusions sont les suivantes :

A) « *Dans les mouvements lents il faut distinguer deux cas* :

« 1° Ceux qui s'exécutent dans un plan vertical ou plus ou moins oblique;

« 2° Ceux qui se passent dans un plan horizontal.

« Les premiers sont influencés par la pesanteur; dans les seconds, la pesanteur n'est pour rien. Dans les premiers, quel que soit le sens du mouvement, l'action musculaire est dirigée toujours du même côté, du côté de l'effort à faire pour vaincre entièrement l'action de la pesanteur et pour lui résister partiellement.

« Dans la deuxième série des mouvements lents, ceux qui se passent dans le plan horizontal, les choses changent complètement, et l'action musculaire se produit du côté même où s'effectue le mouvement.

« B) *Dans les mouvements très rapides*, il n'y a pas de catégorie à établir; dans tous ces cas, les choses se passent comme dans les mouvements qui ne sont pas influencés par la pesanteur. L'action musculaire existe toujours du côté du sens du mouvement. »

A
b
t
g
B
C

Fig. 28. — Schéma montrant le jeu des muscles du bras dans un mouvement complet de flexion : *g*, direction de la pesanteur ; *b*, biceps ; *t*, triceps. On voit que la pesanteur s'oppose au mouvement de la position A à la position B, d'où action du biceps, et favorise le mouvement de B en C, d'où action prématurée du triceps et relâchement du biceps.

Ces conclusions de Paul Richer nous montrent que la pesanteur joue son rôle dans les mouvements lents et qu'elle constitue une troisième force qui peut avoir comme force antagoniste, dans le même mouvement, l'un ou l'autre des deux muscles antagonistes. Ainsi, supposons qu'un sujet supporte une haltère horizontalement et qu'il amène lentement cette haltère de la position (*a*) à la position (*b*) (fig. 28). Pendant cette période du mouvement de flexion du bras, le biceps seul va travailler, mais de *b* en *c*, quoique le mouvement de flexion continue, c'est le triceps seul qui va agir pour retarder la chute du poids et faire équilibre à la pesanteur. Il ne faut donc pas considérer le jeu des leviers osseux comme une indication formelle du jeu des muscles. Le sens seul de la force à vaincre peut donner cette indication, l'effort musculaire devant être de direction inverse.

C'est entre cette force à vaincre et le muscle que réside le véritable antagonisme. Il n'y a pas de muscles antagonistes au sens propre de ce mot.

« Il y a de bonnes raison pour croire, a dit Pettigrew [1], qu'il n'y a rien de semblable à un antagonisme dans les mouvements musculaires; les divers muscles connus comme fléchisseurs et extenseurs, abducteurs et adducteurs, pronateurs et supinateurs, étant simplement corrélatifs. »

1. *La locomotion chez les animaux*, 1873.

Il convient donc, nous semble-t-il, de revenir à la vieille théorie classique combattue par Winslow, Duchenne, Beaunis, Demeny, etc., comme étant celle qui s'accorde le mieux avec les faits bien interprétés, et qui permet seule un fonctionnement logique et économique du moteur animal.

D) **Les résistances passives.** — Toutes ces pièces mécaniques, leviers, muscles, etc., ne peuvent se mouvoir, sans résistances passives internes, dues à leur propre fonctionnement. C'est là le cas de toutes les machines et nous ne pouvons étudier toutes les causes de déperdition de la force. Cela ne serait du reste pas possible, vu la grande complexité de ces résistances, et l'impossibilité de les mesurer par des moyens directs. Mais il est des résistances provenant du milieu extérieur et dont il est relativement facile d'apprécier l'influence sur les mouvements locomoteurs.

Ces résistances sont de deux ordres : celles qui ont pour origine la pesanteur ; celles qui proviennent de la pénétrabilité plus ou moins grande du milieu dans lequel se meut l'animal.

a) *Résistances provenant des actions de la pesanteur.* — La pesanteur, force constante, intervient pour modifier les conditions de travail d'une force locomotrice considérée seule.

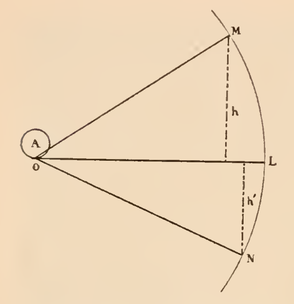


Fig. 29. — Schéma montrant l'action de la pesanteur sur la dépense de travail dans les mouvements.
A, masse à mouvoir ; OL, trajet horizontal ; OM, trajet oblique ascendant et *h*, hauteur acquise à la fin de ce trajet ; ON, trajet oblique descendant et *h'*, hauteur perdue à la fin de ce trajet.

Sa direction est fixe. Son intensité est représentée par le poids à mouvoir.

Elle peut tantôt favoriser jusqu'à un certain point, tantôt contrarier les mouvements locomoteurs.

En général elle est plutôt un obstacle à la locomotion.

Pour fixer les idées, supposons un mobile *a* (fig. 29) qui va de *o* en L suivant une trajectoire parfaitement horizontale, il faudra pour cela dépenser un certain travail Q, suffisant pour vaincre les résistances dues au frottement sur la surface d'appui et à la résistance du milieu ambiant à la pénétration. Pour aller de *o* en M, le chemin parcouru dans l'espace étant égal à *o*M, le travail absorbé par ce mouvement sera le travail Q augmenté d'une certaine quantité P*h* ou P est le poids du mobile et *h* la hauteur acquise pendant le mouvement *o*M. Ce travail P*h* est exclusivement employé à vaincre l'action de la pesanteur.

Si le mobile *a* descend suivant la ligne *o*N toujours égale à *o*L, le travail à fournir sera Q moins une certaine quantité P*h'*, laquelle représente le travail de la pesanteur qui dans ce cas aide au mouvement. La dépense de force sera donc théoriquement moindre dans ce cas que dans le mouvement horizontal.

Mais là, s'il peut réellement en être ainsi dans certains cas très spéciaux, ski, patinage, ce n'est pas une règle générale ; car, dans les mouvements de descente, l'animal, devant garder un contrôle absolu de ses mouvements, résiste à l'action de la pesanteur, modère son action pour s'en servir à son avantage. Cet effort résistant constitue nécessairement un travail physiologique en opposition avec le travail de la pesanteur.

Les différentes formes du travail musculaire seront étudiées à l'article **Muscle**.

La pesanteur agit partout, et il n'est pas d'animal qui en soit indépendant. Toutefois il est des cas où elle peut être équilibrée par une force égale et de sens contraire, ne tirant pas son origine des muscles de l'animal, mais du milieu extérieur dans lequel vit cet animal. C'est le cas de la plupart des êtres qui vivent dans l'eau.

Nous savons que *tout corps plongé dans l'eau reçoit une poussée de bas en haut égale au poids du volume d'eau déplacé.*

Or la densité des êtres aquatiques est très rapprochée de celle de l'eau.

Le poisson peut monter ou descendre à volonté dans le liquide ou nager horizontalement : le travail est le même dans tous les cas, et c'est ici que réside la différence capitale entre la locomotion aquatique et les autres modes de locomotion. L'élévation de son centre de gravité dans l'espace n'est plus, dans ces conditions, un travail, puisque

l'un des facteurs (P = poids) du produit (Ph) que nous avons examiné plus haut étant nul, le produit Ph est également nul.

Reste donc seule la quantité de travail Q qui doit vaincre toutes les résistances, (résistances internes, frottements, résistance du milieu, etc.).

Les résistances internes, les frottements à la surface du sol, sont excessivement variables et tiennent à des causes multiples que nous ne pouvons examiner au point de vue général, mais que nous signalerons, le cas échéant, dans le cours de cet article. Mais l'autre cause de déperdition de la force, la résistance du milieu, est particulièrement importante et mérite d'être examinée en particulier.

a) *Des résistances qui proviennent de la plus ou moins grande pénétrabilité du milieu dans lequel se meut l'animal.* — Tout être vivant est nécessairement plongé dans un milieu plus ou moins résistant, solide, liquide ou gazeux, à travers lequel il doit se frayer un chemin. Il n'y a pas d'animaux progressant à travers un milieu réellement solide, ou alors ils sont armés spécialement pour cela, et ont une forme très effilée qui leur permet de passer dans des interstices très réduits. Tels sont par exemple certains vers de terre. Ce n'est qu'à travers des milieux plus ou moins fluides que peut avoir lieu une vraie locomotion.

Ce fait de déplacer l'élément qui l'entoure constitue évidemment une dépense d'énergie pour l'animal, c'est-à-dire un travail. La valeur W de ce travail sera :

$$W = Fl$$

où F est la résistance du milieu à la pénétration et l le chemin parcouru.

Mais F est une force complexe dépendant de certaines conditions dont les unes tiennent au milieu ou élément extérieur et les autres au mobile même. Elle a pour expression :

$$F = SV^2K$$

où S est la surface que le mobile présente au mouvement; V la vitesse de déplacement, et K un certain coefficient qui varie avec la nature du fluide (densité, viscosité, pression, etc.) et aussi, fait très important, avec la forme du mobile.

Si l'on suppose une certaine vitesse V qui est par exemple la vitesse moyenne, et si l'animal dispose de la force propulsive F nécessaire pour acquérir cette vitesse, le produit SK aura une certaine valeur :

$$SK = \frac{F}{V^2}$$

Ce produit SK devra être minimum pour une bonne utilisation de la force. Sa grandeur devra être en raison inverse du carré de la vitesse et en raison directe de la force disponible. Des expériences sur la résistance des fluides ont été faites en grand nombre, Langley, Renard, Marey, et tout récemment G. Eiffel et Maurain ont montré l'importance de la forme des corps au point de vue spécial de la grandeur du coefficient K. On n'est pas encore arrivé à déterminer une forme géométrique donnant une résistance minima. Mais tous les auteurs s'accordent à dire que cette forme doit se rapprocher de la sphère dans la partie antérieure et du cône dans la partie postérieure. La grandeur S de la surface de section entre évidemment aussi en ligne de compte.

D'une façon générale la meilleure forme pour un milieu fluide de densité donnée sera celle qui à dépense égale donnera la plus grande vitesse.

Il n'existe pas, à notre connaissance, de travaux concernant la dépense de travail due à la pénétration dans l'air, pour les animaux qui vivent à la surface de la terre, et leur forme n'a donné lieu à aucune étude spéciale. Il convient cependant de remarquer que tous les quadrupèdes qui peuvent fournir une course rapide (cheval de course, lévrier, etc ont des formes effilées, que n'ont pas les animaux plus massifs et moins rapides (chevaux de trait, bœufs, etc.). Des recherches dans cet ordre d'idées auraient sans doute quelque intérêt.

Les oiseaux les plus rapides ont également des formes très effilées et qui sont pro-

bablement parfaitement adaptées et adéquates à la vitesse moyenne que ces animaux doivent fournir.

Mais c'est parmi les animaux qui progressent dans l'eau, milieu très dense et par conséquent très résistant, que nous trouvons les formes les plus nettement favorables à un déplacement rapide. Ici, sans doute possible, la plus grande partie, sinon la totalité de l'énergie est employée à vaincre la résistance du liquide à la pénétration. La pesanteur, supprimée en quelque sorte, ainsi que nous l'avons vu plus haut, n'introduit plus le moindre obstacle à la locomotion. Aussi trouvons-nous en général chez le poisson les conditions de structure la plus parfaite à ce point de vue. Les aspérités de la surface sont réduites au minimum. Cette surface est, la plupart du temps, brillante et polie ; quant à la forme elle se rapproche de celle que les expérimentateurs ont indiquée (sphéro-conique) gros bout en avant, forme très effilée en arrière.

Un certain nombre d'auteurs, parmi lesquels Amans et Frédéric Houssay, ont étudié les formes animales à ce point de vue spécial. Les résultats de ces travaux trouveront leur place aux articles **Natation** et **Vol**.

II. — DES MÉTHODES.

La méthode qui a été employée pour l'étude du mouvement a été, d'abord, l'observation directe. Borelli n'avait à sa disposition aucun autre moyen. Les frères Weber ont commencé à utiliser un outillage qui, quelque rudimentaire qu'il fût (terrain plat, montre à secondes, mires), n'en était pas moins fort précieux, et représentait un grand progrès. Cette méthode ne pouvait guère être utilisée que pour l'étude de la locomotion de l'homme.

C'est à Marey que revient le mérite d'avoir introduit dans ce domaine de la physiologie des méthodes précises, telle que la chronostylographie, et surtout, au point de vue qui nous occupe, la chronophotographie, dont il est le créateur.

La chronostylographie a permis d'inscrire la forme des mouvements, de mesurer les forces en jeu, les vitesses de déplacement, etc.

La chronophotographie a permis de saisir sur le vif des attitudes, de voir la forme des mouvements sans gêner le sujet par des appareils appliqués sur lui. Elle a, en outre, permis de saisir la coordination des mouvements et d'en opérer la synthèse. Elle a également permis d'étudier des mouvements auxquels la chronostylographie n'était guère applicable, par exemple la locomotion des insectes et des poissons, etc.

Enfin l'emploi simultané des deux méthodes a permis de voir l'ensemble des divers phénomènes, d'en isoler tous les facteurs, de les mesurer, d'en saisir les rapports, etc.

Nous renvoyons à l'article **Graphique** pour l'étude descriptive et technique des divers appareils employés en chronophotographie et en chronostylographie.

Toutefois, dans le cours de cet article, nous devrons donner une description sommaire de certains appareils, faits spécialement en vue d'étudier la locomotion.

III. — LOCOMOTION TERRESTRE.

Ce chapitre comprendra : la *locomotion bipède*, dont l'homme sera le type, et la *locomotion quadrupède*, dont le cheval sera le type.

La *reptation* fera l'objet d'un mot spécial.

A. *Locomotion humaine*. — L'homme se distingue de tous les animaux par des caractères très nettement différenciés. Tandis que les quadrupèdes, qui sont si près de l'homme par leur organisation générale, reposent sur le sol par quatre points d'appui de faible surface, et que leur rachis est horizontal, leur tête portée très en avant des points d'appui antérieurs, l'homme au contraire porte le corps droit, vertical, et ne repose sur le sol que par deux points d'appui de surface relativement grande.

Nous étudierons successivement :

1° La station droite ;

2° La progression ou le pas dans ses caractères généraux ;

3° Les diverses allures, marche, pas gymnastique, course, saut.

De la station droite. — Quand les deux pieds reposent sur le sol, côte à côte dans l'attitude classique du soldat qui attend le commandement de départ, les divers articles dont le corps humain est constitué, exception faite des bras, se trouvent dans le prolongement l'un de l'autre, de façon à s'appuyer les uns sur les autres avec le minimum de fatigue.

Pour qu'il y ait équilibre, c'est-à-dire pour que le sujet puisse rester debout, il faut que le centre de gravité de l'ensemble se trouve verticalement au-dessus du point d'appui.

Il faut également, pour que l'effort musculaire nécessaire pour maintenir la station droite soit minimum, que les différents segments du corps reposent les uns sur les autres en position d'équilibre vertical.

L'examen du squelette montre qu'il n'en est pas tout à fait ainsi, et que les axes longitudinaux des divers segments squelettiques forment entre eux des angles variables.

Ce fait a amené les divers auteurs à se demander quelle pouvait être, vu ce déséquilibre des pièces du squelette considérées isolément, la force antagoniste qui rétablit l'équilibre. Les frères Weber pensent que cette force est une force passive tenant à la résistance des ligaments; Giraud-Teulon croit, au contraire, que c'est une force vraiment active et occasionnant une dépense physiologique de travail due à une action musculaire (tonicité). Paul Richer attribue cet équilibre tantôt à l'action musculaire, tantôt à la résistance passive des ligaments, tantôt aux deux ensemble suivant les articulations. Mais cette question ne nous semble pas absolument résolue, et nous renvoyons le lecteur aux travaux originaux pour juger des raisons qui militent en faveur de l'une ou l'autre de ces théories. Ce qu'il nous importe surtout de connaître, c'est la ligne que forment entre eux les divers segments du corps.

Fig. 30. — Équilibre des divers segments du corps les uns sur les autres dans la station droite. — I, station du tronc sur les cuisses; II, station des cuisses sur les tibias; III, station des jambes sur les pieds; A, point d'appui au centre articulaire; P, ligne de gravité; R, résistance ligamenteuse (I, II) ou musculaire (III) (Paul Richer).

On peut considérer ceux-ci, d'après P. Richer, comme formant autant de pièces distinctes articulées ensemble et tournant autour d'axes horizontaux disposés transversalement et qui seraient les suivants de haut en bas :

1° Axe (O) de jonction des articulations occipito-atlantoïdiennes;
2° Axe (E) passant par les articulations scapulo-humérales;
3° Axe (H) passant par les articulations coxo-fémorales;
4° Axe (G) passant par les articulations fémoro-tibiales;
5° Axe (T) passant par les articulations tibio-tarsiennes.

Chacun de ces axes sera le point de jonction de deux lignes passant approximati-

vement par le centre de gravité du segment correspondant à chacune d'elles. La ligne ainsi formée est une ligne brisée.

Le ligne de gravité moyenne, c'est-à-dire la verticale passant par le centre de gravité du corps considéré dans son ensemble, passe (fig. 31) en la suivant de haut en bas : par l'orifice auditif externe, puis en avant de l'axe des épaules, croise ensuite d'avant en arrière la colonne vertébrale au niveau des premières vertèbres lombaires, touche ensuite le bord postérieur de l'articulation lombo-sacrée, coupe la ligne de jonction des grands trochanters, laissant en avant les cols des fémurs et les articulations coxo-fémorales, coupe ensuite obliquement d'arrière en avant le plan formé par le corps des deux fémurs, passe en avant de la ligne de jonction des articulations fémoro-tibiales, plus en avant encore de la ligne de jonction des tibio-tarsiennes, et aussi très peu en avant de la ligne joignant les apophyses des cinquièmes métatarsiens, et atteint le sol entre les deux pieds sur une ligne transversale qui couperait les voûtes plantaires, à peu près vers leur milieu.

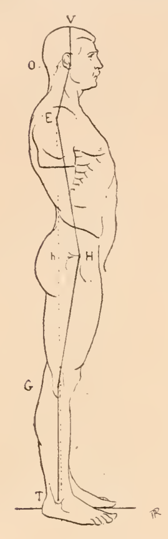


Fig. 31. — Aplomb du corps dans la station droite. — V, vertex; O, orifice auditif externe; E, articulation de l'épaule ; H, articulation de la hanche : G, articulation du genou : T, articulation fibio-tarsienne.

Appui des pieds. — Chacun des pieds repose sur le sol par deux régions : le talon correspondant au calcanéum et la pointe correspondant à l'extrémité distale des métatarsiens et aux orteils. La partie intermédiaire, ou voûte plantaire, ne touche le sol, chez les sujets normaux, que par son bord externe. La pression du corps ne s'exerce cependant que très faiblement sur cette région; le talon et la pointe supportent en réalité seuls, du moins dans les conditions normales d'appui sur un plan, le poids du corps.

Dans la station droite, l'homme repose donc sur le sol par quatre points d'appui, et la ligne de gravité passe à l'entrecroisement des diagonales du quadrilatère construit sur ces quatre points. Théoriquement, trois points d'appui en triangle suffiraient à maintenir la station droite, mais il faut dans tous les cas que la ligne de gravité coupe cette figure en un point quelconque de sa surface, sans quoi le corps serait en état d'équilibre instable. Cette règle s'applique à tous les genres de station, hanchée, à genoux, assise, etc., et à tous les genres pathologiques.

En résumé, dans la station droite, les diverses pièces qui constituent le squelette forment entre elles des angles plus ou moins obtus. Elles sont maintenues dans leur position par l'action des ligaments et des muscles. Elles se trouvent ainsi liées élastiquement entre elles, de sorte que l'ensemble du corps en station droite garde encore une certaine élasticité longitudinale, très favorable à l'amortissement des chocs dans le sens vertical. S'il est vrai que cette disposition peut être une source de dépense d'énergie dans la station droite, dépense qui n'existerait pas si les divers segments du corps étaient à l'état d'équilibre statique les uns sur les autres, il n'en est pas moins vrai que la station droite n'est que l'exception, et que le squelette est adapté aux conditions mécaniques dans lesquelles il travaille généralement, c'est-à-dire à la marche, à la course, au saut, etc., mouvements qui ne vont pas sans chocs. Ceux-ci se trouvent amortis par cette élasticité, ou plutôt par cette souplesse longitudinale de l'ensemble du corps humain.

Le centre de gravité. — La notion du centre de gravité, déjà connu de Borelli, a toujours eu sa juste place dans l'interprétation mécanique des actes qui président à la locomotion. On sait que ce centre est le point d'application de la résultante de toutes les actions de la pesanteur.

Dans un solide indéformable, il a une position fixe qui dépend de la forme du solide, de son degré d'homogénéité, etc. Mais, à vrai dire, ce centre, même chez les corps indéformables, n'est fixe que si l'on considère ces corps comme immobiles. Chez les corps en mouvement, cette notion simple est remplacée par une autre, beau-

coup plus complexe, celle du centre d'inertie. DEMENY s'est préoccupé, dans l'étude physiologique du mouvement, de différencier ces deux centres, mais le premier semble seul avoir été connu de la généralité des physiologistes.

Nous pensons cependant que la notion du second a une importance capitale, surtout pour les mouvements des membres, qui sont des mouvements circulaires alternatifs combinés à des mouvements rectilignes. Les divers points des segments de ces membres et ces segments eux-mêmes ont tous des vitesses relatives différentes, ce qui crée des centres d'inertie dont la position varie avec ces vitesses relatives. Nous croyons que cela a une importance considérable dans les locomotions rapides, comme, par exemple, la course.

Nous nous bornerons à signaler cette lacune; et, dans ce qui va suivre, nous ne parlerons que du centre de gravité, à l'exemple de nos devanciers.

DEMENY (*C. R. Acad. Sc.*, 17 octobre 1887) s'est tout spécialement occupé de déterminer les positions du centre de gravité chez l'homme, et il a à cet effet imaginé un appareil très simple qui permet de fixer la position de ce centre, correspondant aux diverses attitudes que l'on trouve dans la marche, la course, etc. L'appareil se compose d'un lit de sangle, suspendu par un système de couteaux disposés suivant deux axes rectangulaires et pouvant par conséquent osciller dans tous les sens.

Le moment d'équilibre de l'appareil est indiqué par un index. Un sujet, dont le poids P est connu, étant placé sur ce lit dans une position quelconque, on ramène l'ensemble à la position d'équilibre précédemment indiquée par l'index au moyen de poids marqués dont le moment est connu. Le moment du centre de gravité se trouve alors connu; les deux moments étant égaux, sa position exacte est dès lors facile à trouver.

DEMENY a déterminé au moyen de cet appareil les positions du centre de gravité pour différentes attitudes de la marche, de la course et du saut, et il a découvert les faits suivants :

Dans la marche au moment du double appui, les deux jambes écartées, la tête est abaissée au maximum, mais le centre de gravité s'est élevé de 3 à 4 centimètres;

Au moment où la tête est le plus élevée, pendant l'appui ferme du pied, la jambe oscillante étant légèrement fléchie, il s'élève seulement de 15 millimètres;

Dans un pas de marche, l'oscillation du centre de gravité n'est que de $2^{cm},5$ environ;

Dans la course cette oscillation atteint 3 centimètres pour le rythme de 120 pas par minute;

Dans le saut elle atteint 18 centimètres lorsque le sauteur se ramasse tout en élevant les bras au-dessus de sa tête. Ces chiffres ne représentent pas évidemment les déplacements absolus du centre de gravité dans l'espace, mais des déplacements internes, en quelques sortes, dus aux changements de forme du corps. La trajectoire de la tête est le repère fixe choisi, auquel doivent être rapportés ces déplacements. Le centre de gravité se déplace aussi d'avant en arrière. Dans la marche ces déplacements sont insignifiants à cause de la symétrie des mouvements. Mais dans la course et le saut, pendant la fin de l'appui qui précède la suspension du corps dans l'espace, le centre de gravité est projeté fortement en haut et en avant par le fait de l'impulsion propre du membre à l'appui et aussi par la simple projection des membres libres (bras et jambes suspendus). On voit très bien dans les figures données par DEMENY, suivant quelles modalités la fonction du centre de gravité correspond à un certain nombre d'attitudes.

DEMENY résume ainsi ses observations :

« Dans la locomotion humaine, les changements d'attitude ont pour résultat de donner à la trajectoire du centre de gravité du corps une forme se rapprochant de la rectitude, ou bien d'augmenter l'effet utile des muscles considérés comme propulseurs ou comme amortisseurs, en augmentant leur tension.

« Il est probable que la synergie des mouvements est toujours, inconsciemment ou non, guidée par la recherche de l'effet utile maximum obtenu avec le minimum de défense possible. »

La progression ou le pas, au point de vue cinématique. — L'homme avance sur le sol par une série de pas.

Demeny définit le pas : « La succession des actes qui s'effectuent entre deux appuis successifs d'un même pied. » La longueur d'un pas ainsi défini est donc le double de celle du pas, tel qu'on le conçoit couramment.

Nous acceptons cette définition déjà adoptée par Marey et qui a l'avantage de mettre plus de précision dans les démonstrations, car le contact du pied sur le sol constitue un point de repère fixe. Paul Richer a cru préférable d'appeler double pas « la succession des actes qui s'effectuent entre deux appuis successifs d'un même pied », ce qui est conforme à la conception de la plupart des auteurs et correspond à la définition courante.

Il y a ainsi un double pas droit et un double pas gauche, et, comme les deux pieds se posent sur le sol alternativement, ces doubles pas empiètent l'un sur l'autre de telle sorte que le chemin parcouru est la somme des distances couvertes à chaque pas.

On a utilisé plusieurs méthodes pour étudier la longueur et la fréquence des pas. Une des premières et des plus utiles est la méthode des empreintes. Elle fut d'abord employée par Neugebauer. Voici en quoi elle consiste : on fait marcher sur une bande de papier blanc divisée en deux suivant sa longueur, par une ligne droite, un sujet dont la plante des pieds a été préalablement frottée avec du sesquioxyde de fer pulvérulent. Le sujet doit suivre la ligne tracée sur le papier, de sorte que ses empreintes se dessinent à droite et à gauche de cette ligne.

Gilles de la Tourette, ayant utilisé cette méthode, est arrivé aux conclusions suivantes, que nous citons d'après Paul Richer :

« 1° La longueur moyenne du pas est égale, chez l'homme adulte, à 0m,63; chez la femme, à 0m,50;

« 2° Dans les deux sexes (la jambe gauche étant à l'appui), le membre inférieur droit forme un pas plus long que le membre inférieur gauche (la jambe droite étant à l'appui) : en un mot le pas droit est plus grand que le pas gauche[1];

« 3° L'écartement latéral des pieds, ou base de sustentation, mesure en moyenne, chez l'homme en marche, 11 à 12 centimètres, avec prédominance de 1 centimètre pour l'écartement latéral gauche. Il mesure en moyenne, chez la femme en marche, 12 à 13 centimètres, avec prédominance de 1 centimètre pour l'écartement latéral gauche;

« 4° La somme des angles ouverts en avant et en haut, par l'intersection de la ligne d'axe des pieds avec la ligne de marche, égale en moyenne 31 à 32° avec prédominance d'ouverture de 1 degré pour le pied droit. Chez la femme en marche, cette somme égale en moyenne 30 à 31°, avec prédominance d'ouverture de 1 à 2 degrés pour le pied droit. »

Demeny, appliquant cette méthode à l'étude des diverses allures de l'homme, montre que les empreintes des pieds sur le sol se rapprochent de plus en plus de la ligne de progression à mesure que la vitesse augmente et la recouvrent même aux grandes vitesses, et qu'en même temps l'angle formé avec cette ligne par l'axe des pieds diminue.

Vitesse de progression dans ses rapports avec la fréquence du pas ou influence de la fréquence sur la longueur du pas. — La fréquence des pas a nécessairement une influence sur la vitesse de progression. A longueur de pas égale, la vitesse de progression sera en raison directe de la fréquence. Mais la longueur des pas varie avec leur fréquence, de sorte qu'à une certaine cadence correspond une certaine longueur du pas.

Les frères Weber admettaient que la cadence et la longueur suivaient deux lignes parallèles, augmentaient ou diminuaient ensemble. Cette loi n'est pas absolue, ainsi que l'ont démontré Marey, puis Demeny, qui est arrivé aux mêmes résultats.

La méthode des empreintes, citée plus haut, était incapable de fournir des renseignements complets. Aussi Marey adopta-t-il une autre méthode qui lui permit d'opérer sur de grandes distances parfaitement mesurées.

Autour d'une piste circulaire de 500 mètres de circonférence et parfaitement plane, établie à la station physiologique, fut installée une ligne télégraphique, dont les

1. Ceci ne peut être vrai pour le double pas : le double pas droit et le double pas gauche étant nécessairement égaux dans la progression en ligne droite.

poteaux, espacés de 50 mètres, portaient un petit appareil, qui permettait au marcheur de rompre un instant et automatiquement un circuit électrique. Ces interruptions commandent le mouvement d'un style inscripteur, installé sur un cylindre enregistreur de vitesse appropriée et connue, de telle sorte que les déplacements de ce style, en s'additionnant, totalisent le chemin parcouru par le marcheur.

La courbe en zigzag obtenue donne non seulement le chemin parcouru, mais aussi la vitesse du coureur, la mesure du temps étant donnée par la vitesse du cylindre [1].

Un timbre installé au milieu du terrain, et marchant à une cadence connue et réglable, règle le rythme des pas des marcheurs. Cette méthode permet donc de connaître :

1° Le nombre de pas à la minute;

2° Leur longueur, en divisant le chemin parcouru dans un temps donné par le nombre de pas correspondant;

3° La vitesse du sujet à chaque instant.

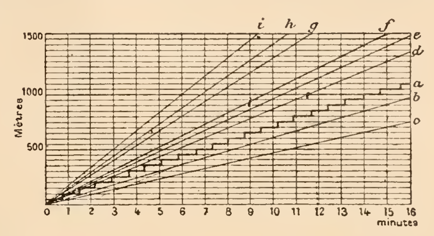


Fig. 32. — Tracés de l'odographe fixe pour des allures de vitesse différente (Marey).

Il résulte de ces expériences : que la longueur du pas augmente avec la cadence entre 40 et 75 par minute (fig. 32 et 33), pour décroître ensuite sans que la vitesse du sujet décroisse, jusqu'au rythme de 85 par minute, au delà duquel la vitesse de progression du sujet commence à décroître.

La règle adoptée par les frères Weber n'est donc juste qu'entre certaines limites très restreintes. La vérité est qu'il existe un rythme optimum, auquel correspond une vitesse de progression maximum, qu'il est impossible de dépasser, et qui est la vitesse limite que permet l'organisation physique du sujet.

D'après Demeny, la cadence d'une allure va en sens inverse de la taille, tandis que la longueur du pas augmente avec elle. Il s'ensuit qu'il serait absurde de faire marcher à une même cadence des hommes de taille différente, mais que, si chacun d'eux marche à la cadence qui convient à son organisation physique, la vitesse de progression est sensiblement la même pour des hommes de taille sensiblement différente.

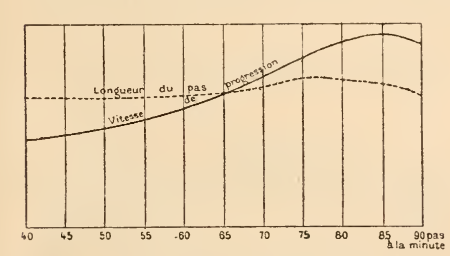


Fig. 33. — Courbes de la vitesse et de la longueur du pas à différentes cadences (Marey).

L. Manouvrier (1902) [2], dans un travail sur les rapports anthropométriques et sur les principales proportions du corps humain, prouve que la longueur des jambes et par conséquent la longueur et la fréquence des pas, ne sont pas fonction de la taille.

L'auteur distingue en effet, à ce point de vue, trois variétés de conformation : la brachyskélie, la mésoskélie ou mésatiskélie, et la macroskélie.

Ces trois variétés forment une série ordonnée suivant le rapport croissant du membre inférieur à la longueur du buste = 100.

Nous reproduisons ci-dessous le tableau établi par L. Manouvrier, après un grand nombre de mesures sur des sujets pris au hasard.

1. Pour plus de détails voir : *La Nature*, 1887, et Marey, *La Méthode graphique*.
2. Étude sur les rapports anthropométriques et sur les principales proportions du corps (*Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 3e série, t. II, 1902).

Cette figure montre que la brachyskélie et la macroskélie se rencontrent dans toutes les tailles. La longueur des pas n'est donc pas fonction de la taille, comme l'a admis DEMENY, mais bien de la longueur des jambes.

Dans un nouveau travail (1905)[1], L. MANOUVRIER montre la portée pratique d'une pareille remarque au point de vue du classement des jeunes soldats dans le rang, à la place qui convient le mieux à leurs aptitudes physiques.

En effet, un usage constant veut que les hommes de chaque section soient rangés d'après leur taille, avec précession des grandes tailles. L. MANOUVRIER propose un

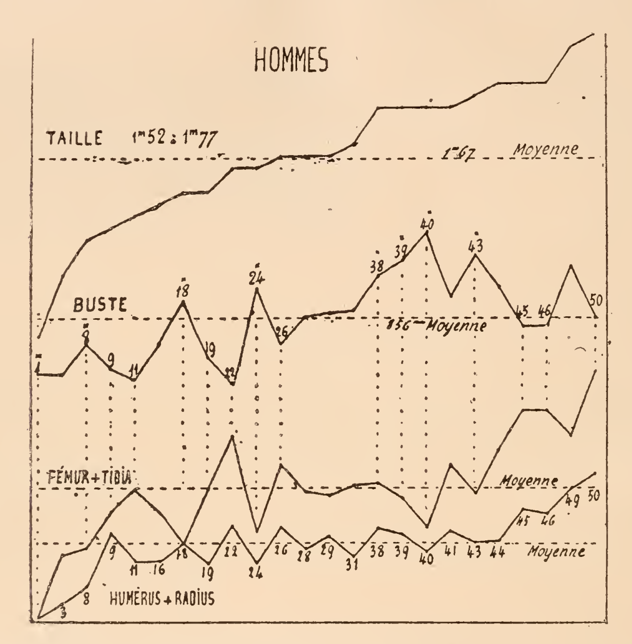


FIG. 34. — Brachyskélie et macroskélie. Courbes indiquant les rapports des longueurs du buste et du membre inférieur (fémur, tibia) et du membre supérieur (humérus, radius) chez un certain nombre de sujets de taille différente (de 1m,52 à 1m,77) (L. MANOUVRIER).

classement d'après la longueur des jambes avec précession des courtes jambes, dont les résultats seraient les suivants :

« Suppression d'une cause continue de fatigue et d'ennui dans les marches;

« Régularisation automatique de la marche des colonnes;

« Facilitation de l'alignement des files dans la marche en colonne ou en bataille, d'où allégement de la surveillance et de l'instruction;

« Exploration complémentaire de l'allongement des colonnes en marche, et légère possibilité probable d'accélérer la vitesse d'écartement des troupes marchant sur une même route;

« Facilitation de la marche au pas cadencé et détermination des cas où elle est utile. »

Le pas au point de vue dynamique. — *Durée et intensité de l'appui du pied sur le sol.*

1. L. MANOUVRIER, Le classement des hommes et la marche dans l'infanterie. (*Rev. d'Artillerie*, XXXVIII, 1905).

Leur mesure. — A toute allure normale (marche ou course), le poids du corps se porte tantôt sur l'un des pieds, tantôt sur l'autre. Il en résulte un déplacement latéral alternatif du centre de gravité, accompagné de réactions verticales dues à l'extension des membres inférieurs, de telle sorte que ce centre de gravité décrit dans l'espace une trajectoire fort complexe et qui montre que les forces en jeu sont au moins au nombre de trois :

1° Une force qui produit le mouvement d'avancement ou progression, et dont la direction est tangentielle à la surface du sol ;

2° Une force qui produit les mouvements ascensionnels périodiques du centre de gravité et normale au sol ;

3° Enfin une force qui produit les oscillations transversales, force à peu près horizontale, située dans un plan perpendiculaire à la première. Cette dernière est la pesanteur qui, agissant sur le centre de gravité, tend à le faire tourner autour du point d'appui unilatéral constitué par le contact de l'un des pieds seulement sur le sol. Nous avons vu en effet plus haut (p. 184), que, dans la station droite, la ligne de gravité passe entre les deux pieds; et, plus loin, que les empreintes des pieds se trouvent de chaque côté de la ligne de marche, trajectoire moyenne autour de laquelle oscille le centre de gravité Nous avons également vu qu'aux allures de plus en plus rapides les empreintes se rapprochent de cette ligne de marche, ce qui coïncide, comme nous le verrons plus loin, avec une atténuation très sensible des oscillations latérales.

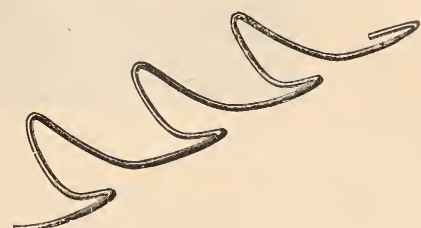


Fig. 35. — Tentative de représentation, au moyen d'une tige de métal courbée, de la trajectoire sinueuse parcourue par le pubis. Pour comprendre la perspective de cette figure solide, il faut supposer que le fil de fer est, par son extrémité gauche, rapproché de l'observateur, tandis que par son extrémité droite, il s'en éloigne (L'amplitude des oscillations a été fort exagérée pour qu'elles soient plus saisissables). (Marey).

Cependant, quoique la pesanteur soit la cause réelle de ces oscillations transversales, il est évident qu'elle seule ne saurait les entretenir, et que le centre de gravité ne saurait passer de l'un à l'autre point d'appui sans une certaine dépense d'énergie. Cette énergie tire évidemment son origine des oscillations verticales produites par la pression normale du pied sur le sol. C'est donc cette dernière force, transformée en énergie potentielle, par élévation du centre de gravité, qui entretient les oscillations transversales.

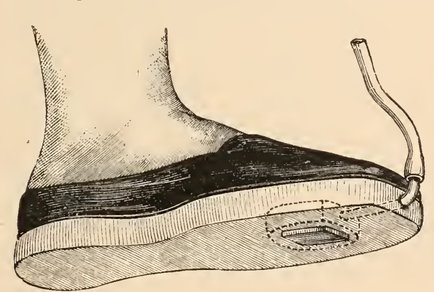


Fig. 36. — Chaussure exploratrice destinée à signaler la pression du pied sur le sol avec sa durée et ses phases (Marey).

Nous restons donc en présence de deux forces : la pression normale ou verticale, et la pression tangentielle. La chaussure exploratrice de Marey et le dynamographe de Marey et Demeny ont servi à mesurer leur intensité.

Chaussure exploratrice de Marey. — Cet appareil est très simple. Sur la semelle d'une chaussure ordinaire on colle une autre semelle en caoutchouc, d'une épaisseur de 1 cent. 1/2 environ, dans laquelle est ménagée une chambre à air à l'endroit indiqué dans la figure 36 par les lignes ponctuées. Une plaquette de bois, de dimensions un peu inférieures à celles de la chambre, est collée sur celle-ci, de façon à faire saillie à l'extérieur.

Quand le pied se pose sur le sol, cette plaquette s'enfonce, et comprime l'air de la chambre. Celle-ci communique par un tube en caoutchouc avec un tambour à air, qui inscrit sur un cylindre enregistreur les variations de pression. Le marcheur emporte avec lui l'enregistreur. On voit dans la figure 37 les tracés obtenus par ce procédé.

Un étalonage préalable permet de se faire une idée de la pression du pied sur le sol,

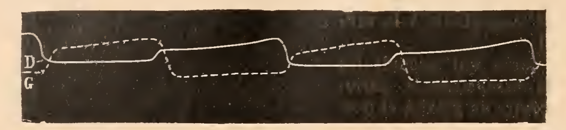


Fig. 37. — Tracé des appuis et soutiens des deux pieds dans la marche ordinaires. Le trait pointillé est le tracé du pied gauche ; le trait continu celui du pied droit (Marey).

mais cette évaluation est toujours sujette à caution, attendu que la chambre à air n'intéresse qu'une faible partie de la surface d'appui du pied. Marey avait sans doute senti lui-même l'insuffisance de cet appareil, puisqu'il a créé plus tard avec Demeny, un nouvel appareil, le dynamographe.

Dynamographe de Marey et Demeny. — Cet appareil permet de mesurer la pression normale et la pression tangentielle (fig. 38), à chaque instant de l'appui du pied et inscrit la courbe de ces pressions.

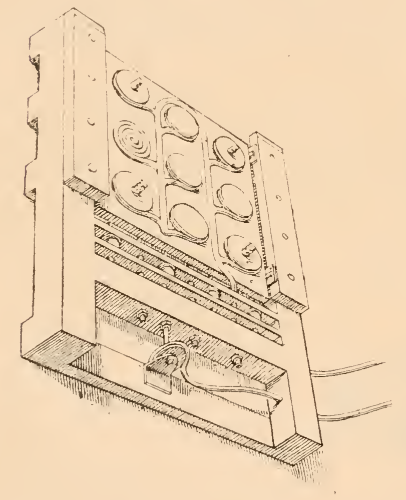


Fig. 38. — Plate-forme dynamographique donnant la courbe de la pression des pieds sur le sol (Marey).

Neuf spirales formées chacune d'un tube en caoutchouc à paroi assez épaisse et dont le bout central est fermé, sont fixées sur une planche en chêne. On voit sur la figure leur disposition. Un disque en carton les recouvre, et une nouvelle planche maintenue par des guides métalliques, s'applique exactement sur elles. Une dixième spirale se trouve disposée à l'une des extrémités perpendiculairement aux premières. Elle est destinée à mesurer la pression tangentielle.

Les neuf premières spirales disposées en carré communiquent par un tube collecteur unique avec un tambour inscripteur. Un deuxième tambour communique avec la dixième.

Si un effort normal se produit sur la plate-forme, les neuf spirales en caoutchouc s'affaissent, une certaine quantité d'air se trouve chassée et vient soulever le style du tambour inscripteur. Il en est de même pour un effort tangentiel; mais, cet effort étant beaucoup plus faible que le précédent, une seule spirale suffit, pour résister à cet effort sans s'écraser tout à fait.

Il est évident que les tubes en caoutchouc avec lequel sont confectionnées les spirales dynamographiques doivent être convenablement choisis, car c'est l'écrasement du caoutchouc qui mesure l'effort, l'air ne faisant qu'enregistrer cet écrasement.

Les tracés obtenus avec cet appareil à différentes allures (fig. 39) semblent indiquer que la pression du pied sur le sol est variable.

Toutefois l'interprétation de ces tracés est difficile, et l'on serait tenté d'y voir des

effets d'inertie du dynamographe, si ces résultats n'avaient été contrôlés par l'analyse chronophotographique. S'il existe réellement des variations de pression, il est évident que la chronophotographie doit les mettre en relief, car elle peut donner, avec une approximation aussi grande que l'on voudra, la notion du travail. Cette notion, il est vrai, n'est pas donnée directement ; mais, par un calcul très simple, on peut la déduire des notions de vitesse et de poids, la vitesse nous étant donnée directement par la

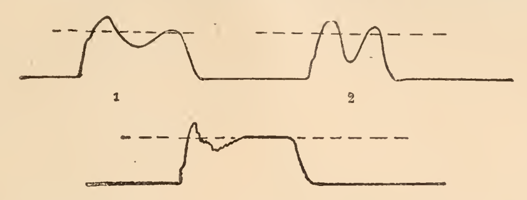


Fig. 39. — Forme de la pression normale du pied dans différentes allures. 1, pas de route ; 2, pas de charge ; 3, pas cadencé. Le pas cadencé (3) se fait remarquer par le choc du pied au début, puis par le maintien de la pression au poids du corps (Demény).

notion du temps et des espaces parcourus, la seconde pouvant être donnée directement par le pesage du sujet.

Interprétation des données dynamographiques et chronophotographiques. — Nous venons de voir que de l'appui du pied sur le sol résultent : 1° une pression verticale et une pression tangentielle. Ces deux actions ne sont en réalité que les composantes d'une force unique, qui est la pression du pied suivant une certaine direction OR, qui est la diagonale du parallélogramme construit sur les composantes : OV, pression verticale et OT, pression tangentielle. Pour que l'impulsion du pied soit correcte, au point de vue mécanique, c'est-à-dire pour qu'il y ait conservation de l'équilibre, il faut et il suffit que cette ligne OR passe par le centre de gravité G du sujet en mouvement, ou du moins par un point très rapproché de ce centre. S'il n'en était pas ainsi et que le centre de gravité se trouvât en G′ par exemple, la force OR tendrait à faire tourner le corps du sujet autour du point G′. C'est ce qui arrive sans doute dans les sauts dits sauts périlleux, où une impulsion vive du pied se transforme en un mouvement rapide de rotation autour du centre de gravité, qui se trouve dès lors en dehors de la ligne OR, en avant, si ce saut s'exécute en avant, en arrière, s'il s'exécute en arrière.

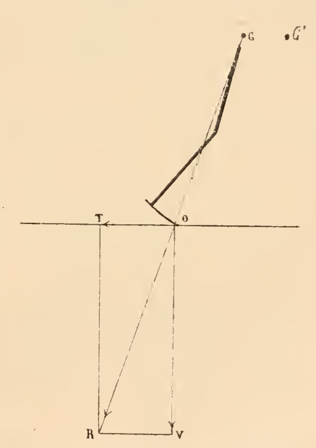


Fig. 40. — Décomposition des forces à la fin de l'appui du pied. OR, direction de l'effort ; G, centre de gravité ; OV, composante verticale ; OT, composante horizontale.

Dans le saut à pieds joints, ce centre se trouvera nécessaire sur la ligne OR. Mais, dans la marche et dans la course, et en général chaque fois que le poids du corps se portera alternativement sur les deux pieds, le centre de gravité se trouvera toujours en dedans, la verticale passant par le point d'appui oscillera de droite à gauche, et *vice versâ*, d'un plan vertical passant par la ligne de progression. De cette façon le poids du corps se trouve pour ainsi dire porté ou lancé d'un pied sur l'autre, alternativement.

En somme, nous pouvons diviser le temps d'appui du pied sur le sol en trois phases; une première phase pendant laquelle le pied reçoit la masse du corps, projetée précédemment par l'autre pied de 0 à 5 (tracé de la fig. 41); une deuxième phase pen-

dant laquelle le pied supporte seulement le poids du corps (de 5 à 8); et une troisième phase, pendant laquelle se produit l'impulsion, conformément aux principes exposés ci-dessus.

La première et la troisième de ces phases correspondent à un excès de pression du pied, excès de pression qui s'explique, pour la première, par la nécessité d'égaler la composante verticale de la force vive du corps qui revient au sol, pour la troisième, par la nécessité de redonner au corps une nouvelle vitesse verticale.

Ces trois phases sont nettement séparées dans la marche, ainsi que le montrent les tracés suivants de DEMENY obtenus par le dynamographe (fig. 42).

On peut voir que la seconde phase, ou phase d'appui, est très longue à la cadence de 40 pas par minute, et qu'elle se raccourcit de plus en plus à mesure que la cadence augmente.

A la cadence de 90 pas par minute, c'est la première phase qui est la plus longue.

Enfin, à une cadence très élevée, dans la course par exemple, les trois phases se confondent (fig. 43) se réduisant à un effort simple, mais très rapide et très énergique, du pied sur le sol.

Chacune de ces phases d'appui du pied correspond à une certaine direction de la force OR (fig. 40) qui, ainsi que nous l'avons vu, doit passer par le centre de gravité et le centre d'appui du pied sur le sol. Que devient la pression tangentielle qui est une des composantes de cette force OR?

Les chronophotographies nous montrent que, quand le pied aborde le sol, le centre de gravité du corps est situé en arrière de la verticale, de sorte que la force OR a forcément une direction oblique (fig. 44) d'avant en arrière et de bas en haut, d'où il s'ensuit que la composante tangentielle OT sera négative. L'intensité de cette force pourrait être facilement calculée d'après de simples données chronophotographiques.

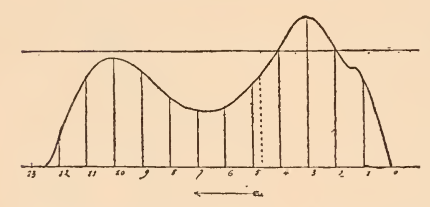


FIG. 41. — Combinaison des indications dynamographiques avec les données cinématiques de la chronophotographie (DEMÉNY). Chaque numéro de l'épure cinématographique (en haut) correspond au même numéro du tracé dynamographique. Il est ainsi établi une correspondance par points entre le mouvement du membre et l'intensité de la pression du sol au même instant.

Ce fait est également mis en évidence au moyen du dynamographe (fig. 45).

Ces deux tracés montrent les rapports de la pression normale avec la pression tangentielle pendant un appui du pied. On voit que cette dernière, d'abord négative, est ensuite nulle, pour devenir positive. Il est à remarquer que, dans sa phase positive, elle est plus intense que dans la phase négative, ce qui est une nécessité pour qu'il puisse y avoir progression.

L'intensité des composantes tangentielle et verticale de la pression OR est donc fonction, non seulement de l'intensité de cette force OR, mais aussi de sa direction, ou, ce qui est la même chose, de la position du centre de gravité du corps par rapport à la verticale passant par le centre d'appui O.

Si nous appelons α, l'angle positif, négatif ou nul, limité par ORG et la verticale OV, l'intensité des composantes verticale (x) et tangentielle (y) sera liée par la relation,

$$\frac{x}{y} = \frac{cos.\ \alpha}{sin.\ \alpha}$$

et leur valeur réelle sera :

$$x = \text{R}\ cos.\ \alpha$$
$$y = \text{R}\ sin.\ \alpha$$

A son tour, cette force OR appliquée au centre de gravité, peut être déduite des

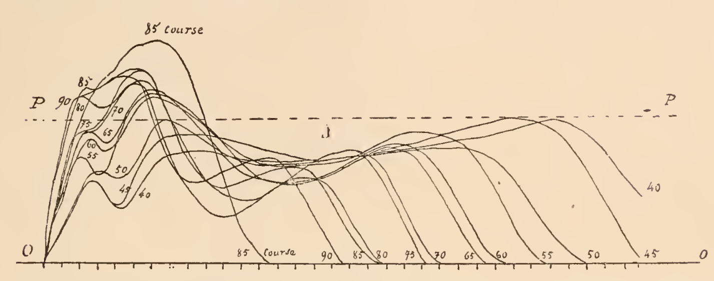


Fig. 42. — Forme de la pression normale du pied sur le sol dans des marches variant de la cadence 40 à 90. On a pris une même origine des temps en O. — o, o, ligne de zéro du dynamographe ; P, P, ligne de poids du corps. On voit la différence des tracés correspondant à une marche et à une course effectuées au même rythme, 85 pas à la minute.

oscillations verticales de ce centre de gravité ; mais sa recherche nous entraînerait trop loin, et nous nous contenterons de signaler la possibilité de la calculer très exactement d'après les chronophotographies. Nous pensons même que c'est la seule méthode sûre, car les considérations qui précèdent nous amènent à formuler une critique en ce qui concerne les indications du dynamographe de Marey et de Demeny, sur lesquelles repose une partie des données que nous possédons relatives à la pression des pieds sur le sol.

Les spirales dynamographiques disposées horizontalement sur la plate-forme en chêne ne peuvent-elles pas s'écraser aussi bien sous des efforts obliques, et par conséquent enregistrer seulement ces efforts dans leur vraie grandeur, et non pas leur composante verticale seulement ? Cela nous paraît possible, et même probable, surtout depuis l'adjonction d'une spirale disposée dans un plan vertical, spirale qui permet l'inscription des efforts tangentiels.

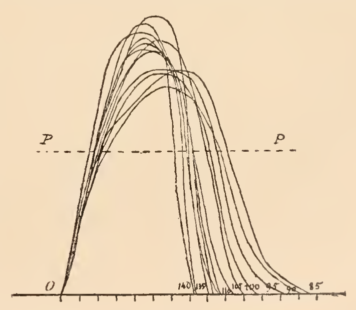


Fig. 43. — Formes de la pression normale du pied dans la course depuis la cadence de 85 à 140 pas à la minute ; O, origine commune des appuis, unité de temps, 40e de seconde ; P, P, ligne correspondant au poids du corps (Demény).

Ce qui nous confirme dans cette idée, c'est que les tracés donnés comme exprimant les efforts verticaux montrent deux maxima de pression, l'un au début de l'appui, l'autre à la fin. Or, ces excédents de pression correspondent justement à l'apparition des pressions tangentielles, négatives au début de l'appui, positives à la fin. (Comparer les fig. 42 et 43).

Ainsi le dynamographe tel qu'il a été conçu donnerait plutôt la valeur, à chaque

instant, de la force OR, passant par le centre de gravité et le centre d'appui du pied, mais non sa composante verticale; et la spirale destinée à mesurer la pression tangentielle donnerait seule la notion de cette dernière pression.

Allures de l'homme. — Les caractères de la locomotion changent avec la vitesse et le mode de progression.

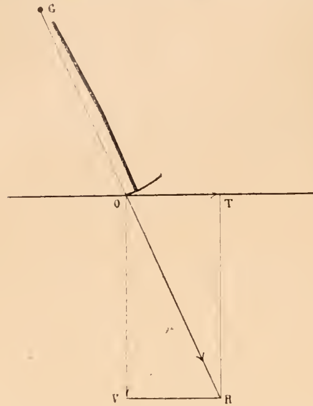


Fig. 44. — Décomposition des forces au moment où le pied commence à s'appuyer sur le sol. OR, direction de la pression du pied; G, centre de gravité; OV, composante verticale; OT, composante horizontale.

Barthez ne distingue que deux allures : la marche et le saut. Il considérait la course comme une marche très rapide. F. et H. Weber établissent entre la marche et la course cette différence essentielle que, dans la marche, le corps n'abandonne jamais le sol, tandis que dans la course il y a un temps de suspension.

Les études plus modernes ont, en quelque sorte, accentué cette différence, en reconnaissant dans la marche un temps de double appui, c'est-à-dire un temps pendant lequel les deux pieds sont simultanément en contact avec le sol. Certains d'entre eux, et en particulier Félix Regnault, ont reconnu en outre l'existence d'une allure intermédiaire, le pas gymnastique, dans lequel il n'y a ni suspension, ni double appui.

Marey considérait le pas gymnastique comme une allure de transition entre la marche et la course. Évidemment le pas gymnastique n'est pas de la marche, si celle-ci est caractérisée par un moment de double appui; ce n'est pas non plus de la course, puisqu'il n'y a pas de suspension.

Cependant nous croyons que le pas gymnastique qui ne se différencie de la marche par aucun caractère essentiel doit être considéré comme « une marche rapide où le double appui est réduit au minimum ». C'est, du reste, ainsi que le définit Félix Regnault.

Nous ne distinguerons donc que deux allures : la marche et la course. Le saut n'étant qu'un moyen de progression en quelque sorte accidentel, nous ne croyons pas devoir le considérer comme une allure spéciale. Nous étudierons son mécanisme en dehors de ce chapitre.

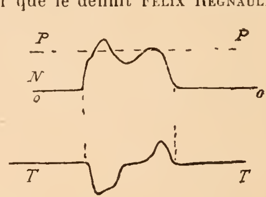


Fig. 45. — Tracés correspondants de la pression normale N et de la pression tangentielle T du pied pendant la marche; o, o, ligne de zéro du dynamographe; P, P, ligne de poids. On voit la pression T être négative au poser du talon et devenir ensuite positive à la fin de l'appui du pied.

La marche. — *Définition. Notation.* — La marche est donc caractérisée par un contact constant avec le sol avec période d'appui simultané des pieds. On peut la définir d'une façon peut-être un peu plus générale :

Un mode de progression dans lequel l'un des pieds vient s'appuyer sur le sol avant que l'autre l'ait quitté.

La progression est produite par un mouvement alternatif du membre abdominal. Ces mouvements de balancement autour de l'articulation de la hanche s'accompagnent, non seulement de mouvements secondaires de flexion et d'extension des divers segments de ce membre les uns sur les autres, mais aussi de mouvements simultanés du membre supérieur, et de mouvements du tronc dans l'espace.

C'est surtout depuis les mémorables travaux de Marey, et grâce à la chronophotographie que ces mouvements nous sont connus. Nous devons toutefois exposer succinctement les idées de ses prédécesseurs, et rendre hommage aux observateurs, moins bien outillés que lui, qui n'ont pas été sans se rendre un compte assez exact d'un certain nombre des mouvements de la marche.

Voici comment s'exprime Borelli : « Dum homo incedit, semper machina ejus gravis solo stabili innititur, fulciturque a duritie columnarum ossearum pedum, quæ innixio fit exiguo labore musculorum, et minima molestia facultatis sensitivæ ob compressionem tendinum, et distractionem membranarum.

« Præterea, dum innititur super duos pedes, fit motus promotionis centri gravitatis ejus, quatenus uno conto cruris postici elongati per extensionem pedis, impulso pavimento retrorsum, erigitur machina universa perpendiculariter super anticum alterum pedem firmum, et parum alterius impellitur, et sic motu transversali promovetur. Postea subito pes posticus elongatus a terra suspenditur, flexis tribus articulis coxendicis, genu et pedis extremi a propriis musculis, qui minus quarta parte ponderis humani corporis suspendunt, et ab impetu concepto a præcedenti impulsu, et a flexione capitis et pectoris ultra situm pedis firmi solo figitur. Quo facto, secunda statio celebratur, et postea eadem periodo pes posticus operando gressum continuat. » (Borelli, *De motu animalium*, propositio CLVIII, cap. xix).

Comme on le voit, la description de Borelli est loin d'être complète, mais renferme cependant les faits essentiels : centre de gravité porté en avant, impulsion du membre postérieur, fonction de support de l'une des jambes pendant que le corps passe par la verticale, avec appui ferme du pied pendant cette période, balancement d'arrière en avant de la jambe postérieure dont les articulations se fléchissent, inclinaison en avant de la tête et du tronc.

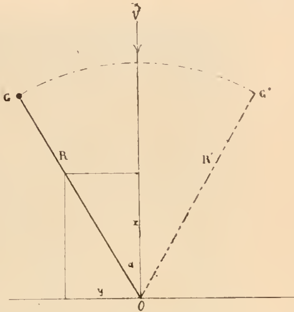


Fig. 46. — Décomposition de la pression du pied à chaque instant de l'appui. — OR, direction de la pression du pied; x, composante verticale suivant OV; y, composante horizontale positive ou négative; α, angle que fait la direction ORG avec la verticale. Cet angle sera positif ou négatif ou nul, suivant sa position par rapport à la verticale.

Beaucoup plus tard, Gerdy note les mouvements latéraux du centre de gravité, se portant tour à tour d'un pied sur l'autre; les mouvements des membres supérieurs en sens inverse des membres inférieurs, et il voit une analogie entre ces mouvements et les mouvements des membres antérieurs chez les quadrupèdes et particulièrement chez le cheval, dans la marche ordinaire et naturelle.

Les frères Weber étudient ensuite d'une manière toute particulière les mouvements du tronc, et observent les oscillations verticales de celui-ci à chaque pas. « Pendant la marche, disent ces auteurs, le tronc est transporté presque en ligne droite; il oscille cependant, suivant la verticale, sur une hauteur de 32 millimètres environ entre son point le plus élevé et son point le plus bas. » Cette élévation du centre de gravité serait, d'après ces auteurs, la même, quelle que soit la rapidité de la marche.

En ce qui concerne le mouvement de va-et-vient relativement au tronc, du membre inférieur, ils le comparent à l'oscillation d'un pendule. Partant de cette idée, ils considèrent que, d'une façon générale, la vitesse de progression dépend surtout de la dimension des jambes et des forces extérieures, et non de la vigueur des muscles.

Pettigrew adopte la théorie des frères Weber pour les mouvements du tronc et les mouvements du membre inférieur.

Pour le mouvement des membres, il considère que les extrémités de ceux-ci décrivent dans l'espace des lignes ondulées, de telle sorte que, si l'on rapproche les deux courbes décrites simultanément par le pied droit et la main gauche, par exemple, elles formeraient une série d'ellipses plus ou moins allongées. Pettigrew attribue à ce fait une importance capitale, et a voulu baser sur lui une théorie générale de la locomotion. Cette théorie nous paraît fort obscure et il semble que l'auteur ait voulu attribuer à un détail découvert par lui une importance trop grande.

La marche d'après Marey. — C'est évidemment l'inscription chronophotographique des trajectoires des différents points du corps et des membres qui, seule, peut donner la notion exacte des mouvements exécutés dans la marche. Or ces trajectoires peuvent s'inscrire d'elles-mêmes par chronophotographie d'un sujet noir sur fond noir, les

points dont on veut fixer la trajectoire étant seuls rendus visibles, en fixant sur ces points une perle brillante. On peut également, pour fixer les positions relatives des différents segments des membres, fixer sur le côté de ces segments des tiges brillantes, dont on pourra fixer la position aux différentes phases d'un mouvement, par une série de photographies instantanées. Nous renvoyons à l'article « **Graphique** » pour ces détails de la technique chronophotographique.

Mouvement des membres inférieurs. — Dans le mouvement de chacun des membres inférieurs, nous devons distinguer deux phases : *a*) *Une phase d'appui*, *b*) *une phase de levé du pied.*

a) *Phase d'appui.* Le pied aborde le sol par le talon en A (fig. 47 et 48) et s'applique presque aussitôt sur le sol par toute sa surface plantaire. Cet appui ferme du pied dure environ les 3/5ᵉ de la durée totale de l'appui.

Le talon se lève ensuite progressivement, et le pied abandonne le sol par sa

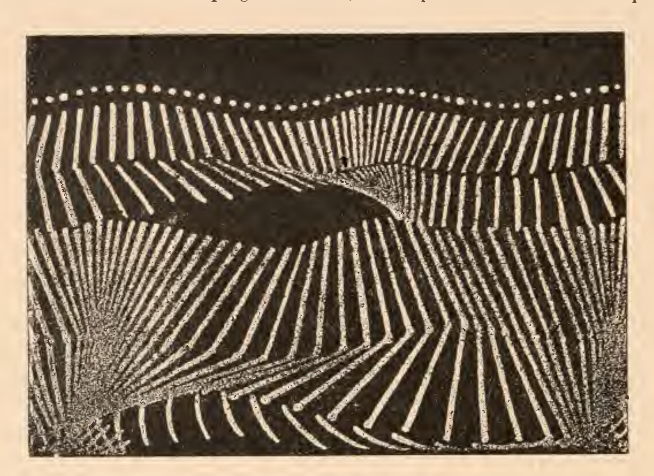


Fig. 47. — Analyse cinématique de la marche. En haut, épure des mouvements du membre supérieur en bas, épure des mouvement du membre inférieur (Marey).

pointe. La durée de cet appui incomplet du pied est des 2/5ᵉ de la durée totale.

Cette deuxième période de l'appui a été nommée *déroulement du pied.* C'est, en effet, un véritable déroulement, car la cheville, durant ce mouvement, tourne suivant *a* autour d'un axe fixe B, que l'on peut déterminer avec précision en étudiant les rayons de courbure des surfaces articulaires de l'extrémité distale des différents os du métatarse. Cet axe n'est évidemment pas en contact avec le sol; c oupe l'axe longitudinal des métatarsiens en un point voisin des articulations métatarso-phalangiennes [1].

Le *genou* G de son côté avance en décrivant dans un plan une certaine courbe formée dans sa première partie d'un véritable arc de cercle b^1 b^2 dont le centre est voisin de la cheville du pied. Cette phase correspond à l'appui du talon, c'est-à-dire dans les 3/5ᵉ de l'appui total. La seconde partie de la courbe b^3 b^4 G^1 correspond au déroulement du pied; l'axe de rotation se déplace avec la cheville, de sorte que le genou tourne dès lors autour d'un centre mobile A a^4 A^1.

L'angle B A G que forment entre eux l'axe du pied et l'axe de la jambe, décroît pen-

1. L'épaisseur de la semelle de la chaussure, a pour conséquence d'élever encore cet axe, et même de le déplacer si cette semelle est rigide. Il se porte dans ce cas plus avant : dans une semelle absolument rigide, la plante du pied étant solidaire avec la semelle, cet axe se trouverait exactement situé au point de contact avec le sol.

dant la durée de l'appui ferme du pied, pour augmenter de nouveau pendant son déroulement. Cet angle est maximum quand la pointe du pied quitte le sol. Naturellement la trajectoire du genou, comme on le voit sur la figure 48, est beaucoup plus longue que celle de la cheville.

La *hanche* suit le mouvement, et tourne autour d'un centre mobile qui est le genou. Les positions successives de ce centre, combinées avec le mouvement propre de la hanche autour de lui, engendrent une trajectoire C, γ_1, γ_2, γ_3, C^1, qui est une courbe continue à convexité supérieure pendant toute la durée de l'appui ferme du pied et une grande partie de son déroulement. Le maximum d'élévation de cette courbe correspond avec le moment de l'appui ferme du pied sur le sol. Le minimum correspond à la période où le pied aborde le sol par le talon, instant qui correspond avec la période où l'autre pied touche encore par sa pointe. Les deux pieds sont donc en ce moment en contact simultané avec le sol : c'est le double appui. Pendant cette phase de double appui, la courbe tend à se relever pour devenir, l'instant d'après, *concave vers le haut.*

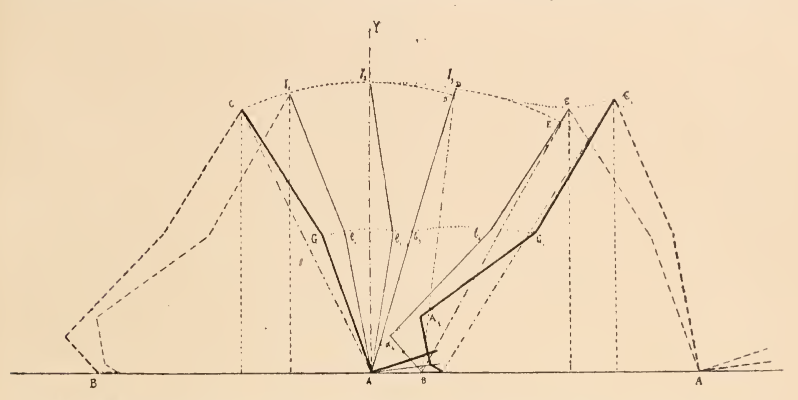


Fig. 48. — Mouvements du membre inférieur pendant la période d'appui. A, point où le talon aborde le sol; B, point autour duquel le pied se découle pendant la troisième phase de l'appui; G, b_1, b_2, b_3, b_4, G_1, trajectoire du genou pendant toute la durée de l'appui; C, γ_1, γ_2, γ_3, E, C_1, trajectoire correspondante de la hanche (Marey).

L'ensemble du bassin suivra, évidemment, abstraction faite des mouvements qui lui sont propres, les oscillations de la courbe de la hanche.

Mais nous avons vu plus haut, en étudiant le pas dans son mécanisme général, et dans ses caractères communs à toutes les allures, que le tronc a des oscillations latérales qui intéressent sa masse tout entière, de sorte que chacun de ses points décrit dans l'espace une courbe complexe, combinaison des oscillations verticales et transversales.

Levé du pied. — Enfin le pied quitte le sol, et se met à osciller autour de l'articulation de la hanche, à la façon d'un pendule, suivant la comparaison des frères Weber. Or, tandis que, pendant l'appui du pied, les divers articles du membre inférieur ont des vitesses d'autant plus grandes qu'ils sont plus éloignés du point d'appui, ici, c'est l'inverse qui se produit, et ce seront les segments les plus éloignés de l'articulation de la hanche qui auront les vitesses les plus grandes.

La hanche elle-même continue son mouvement de progression, la trajectoire se relève, acquiert une certaine hauteur correspondant à l'appui ferme sur l'autre pied, et retombe ensuite pour se relever dès le commencement de l'appui du pied correspondant, et atteindre son maximum de hauteur, dès que le pied est fermement appuyé sur le sol, ainsi que nous l'avons dit plus haut. Le genou, pendant ce temps, tourne autour du centre mobile, se mouvant sur cette trajectoire.

La cheville tourne autour d'un centre mobile suivant la trajectoire du genou. « Pen-

dant le premier tiers du levé, il y a flexion graduelle du genou; pendant les deux autres tiers, la jambe s'étend graduellement sur la cuisse, jusqu'à extension complète, et se fléchit de nouveau légèrement au moment du posé. »

De l'ensemble de ce mouvement résultent deux élévations de la courbe décrite par la cheville : une grande élévation au début du levé et une petite au moment du posé. Quand le membre passe par la verticale, sa vitesse angulaire est maximum, et cela est aussi dans les oscillations pendulaires et la plante du pied rase le sol. (V. la fig. 48).

Cette courbe dérive donc des mouvements propres de l'articulation de la hanche exposés ci-dessus, mais aussi des mouvements propres du bassin autour de ses deux axes : horizontal et vertical.

Or le bassin est une sorte de pont rigide avec lequel s'articulent les deux membres inférieurs. Par ce fait, il forme trait d'union entre les trajectoires droite et gauche des articulations coxo-fémorales respectives. Les mouvements propres du bassin suivant

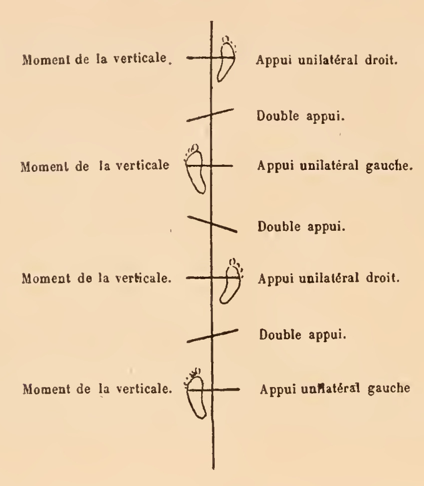


Fig. 49. — Projection sur plan horizontal de l'axe des hanches aux différents temps de la marche (P. Richer).

ses deux axes seraient donc nettement déterminés si nous pouvions connaître les points correspondants des trajectoires des deux hanches et pendant la durée d'un pas complet, c'est-à-dire si nous pouvions fixer dans l'espace les positions relatives des hanches aux mêmes instants. Il n'y a pas eu à notre connaissance d'expériences dans ce but. Cela tient sans doute à ce que, avec un seul appareil chronophotographique, on ne peut voir qu'un côté du sujet. Peut-être arriverait-on, au moyen de deux appareils synchrones, photographiant un sujet, l'un à droite et l'autre à gauche, en même grandeur et en superposant les clichés, arriver à voir les rapports des deux trajectoires droite et gauche des hanches et à déduire de là les mouvements du bassin.

Il serait intéressant de comparer pour le mouvement de bassin, les résultats que cette méthode pourrait donner avec ceux que donne la méthode directe qu'ont employée Marey et Demeny pour mettre en évidence les mouvements de torsion du tronc.

On procède ainsi : on fixe sur le dos du marcheur trois baguettes blanches, dont l'une verticale indique les mouvements du rachis, tandis que deux autres, horizontales, indiquent les mouvements du bassin et des épaules. On photographie le sujet soit vu de dos et fuyant devant l'appareil, soit vu par en-dessus.

Paul Richer a synthétisé en deux figures schématiques très simples les mouvements du bassin dans ses rapports avec les différentes phases du pas d'une part et les mouve-

ments relatifs des hanches et des épaules, toujours dans leurs rapports avec les différentes phases du pas d'autre part (figures 49 et 50).

On peut voir sur ces figures que le mouvement de rotation du bassin autour de son axe vertical est maximum au moment du double appui, et minimum au moment de l'appui unilatéral, correspondant avec le passage du centre de gravité par la verticale; que les épaules ont un mouvement de rotation inverse autour du même axe, et que, au moment du passage du centre de gravité par la verticale, les axes transversaux des épaules et du bassin sont dans un même plan.

Quant aux oscillations du bassin autour d'un axe horizontal dirigé dans le sens de la progression, Marey s'exprime ainsi : « Les oscillations du bassin autour de son axe horizontal interférent avec les ondulations de la trajectoire de la hanche; elles ont pour effet de rendre fort inégaux les deux minima de cette trajectoire. Pour la hanche droite, le minimum qui se produit après le levé du pied droit est le plus bas, parce qu'il coïncide avec l'oscillation descendante du côté correspondant du bassin; le

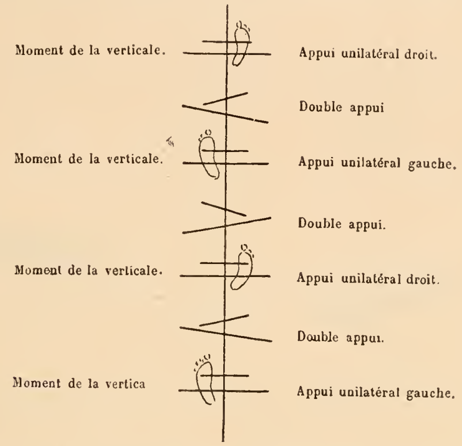


Fig. 50. — Projection sur plan horizontal de l'axe des hanches et de l'axe des épaules aux différents temps de la marche (P. Richer).

minimum suivant, qui correspond au levé du pied gauche, est atténué, au contraire, parce qu'il correspond à l'oscillation ascendante du bassin. »

Quant aux oscillations des épaules autour de leur axe horizontal, il est à remarquer que cette partie du torse se porte toujours du côté de la jambe portante. Il s'ensuit un abaissement de l'épaule correspondante tandis que l'autre, au contraire, s'élève. Pendant la période de double appui, les deux épaules sont dans un même plan horizontal. Il faut également signaler que ce mouvement de rotation autour de l'axe horizontal est combiné avec un mouvement de transport latéral de la masse supérieure du tronc, accompagnée nécessairement d'une légère flexion du rachis dans le même sens. Les sommets de la sinuosité qui en résulte correspondent avec la phase d'appui ferme du pied.

Le membre supérieur ne reste pas immobile pendant la marche. En effet, on peut voir dans la figure 50 qu'il oscille en sens inverse du membre inférieur correspondant. Cette oscillation du membre supérieur a pour effet immédiat d'atténuer les oscillations des épaules autour de leur axe vertical.

La tête a aussi nécessairement des oscillations latérales et verticales. La figure 51, empruntée à Demeny, montre leurs rapports avec les différentes phases du pas. On voit que l'élévation maximum de la tête et sa déviation latérale maximum coïncident avec le moment de l'appui ferme du pied du même côté, que le minimum d'élévation

coïncide avec le double appui, et que dès lors la déviation latérale est nulle. Quand le corps se porte sur l'autre pied, la déviation latérale se porte du même côté, et l'élévation redevient maximum. Il y a donc deux oscillations verticales pour une oscillation transversale. Sur cette même figure sont indiquées les torsions du tronc que nous avons exposées plus haut.

Oscillation du centre de gravité. — Nous avons vu plus haut que, d'après les observations de Demeny les oscillations verticales du centre de gravité dans la marche sont beaucoup plus faibles que celles de la tête. Il résulte de ce fait, une économie de travail importante, car comme nous le verrons plus loin dans l'étude dynamique de la locomotion, ces oscillations verticales du corps sont la principale cause de la dépense d'énergie.

La course. — Nous avons défini la marche : *Un mode de progression dans lequel l'un des pieds vient s'appuyer sur le sol* AVANT *que l'autre l'ait quitté.* Pour faire ressortir la différence fondamentale entre la marche et la course, nous définirons celle-ci : *Un mode de progression dans lequel l'un des pieds vient s'appuyer sur le sol* APRÈS *que l'autre l'a quitté.* Le principal caractère auquel on reconnait la course est donc une période

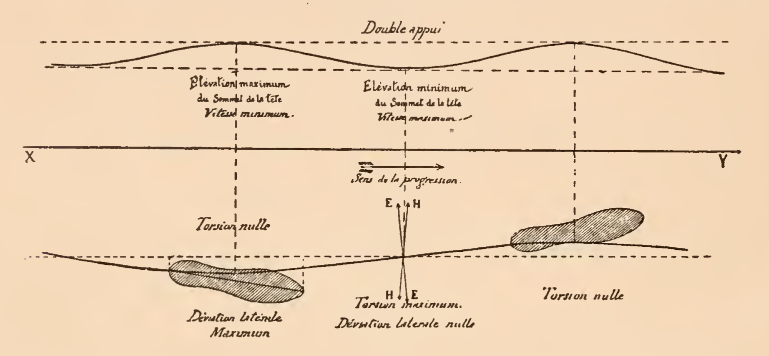


Fig. 51. — Projections horizontale et verticale de la trajectoire du sommet de la tête d'un marcheur pendant un pas. On voit la position des empreintes des pieds par rapport à la projection horizontale de la trajectoire, l'inclinaison de l'axe du pied et la corrélation entre la déviation latérale, l'élévation de la tête, la variation de vitesse et la torsion du tronc (Demeny).

de suspension du corps dans l'espace, « pendant laquelle le corps est flottant dans l'air » suivant l'expression de Giraud-Teulon.

Marey et Demeny ont fait de la course une étude très complète; c'est principalement de leurs études que nous nous inspirerons dans ce qui va suivre. Comme le pas de marche, le pas de course est divisé en deux périodes : une période d'appui et une période d'oscillation du membre inférieur.

a) *Période d'appui.* — Le pied aborde le sol par la plante tout entière, dans la course ordinaire ; par le talon, quand les enjambées sont longues, quelquefois par la pointe, si les enjambées sont courtes et les pas précipités. Nous ne nous occuperons que de la course ordinaire. Dans celle-ci, la plante reste appliquée sur le sol pendant un peu moins de la moitié de la durée de l'appui. Le pied se déroule ensuite autour de l'extrémité des métatarsiens comme dans la marche. L'angle décrit peut atteindre 90°, de sorte que la surface plantaire est presque verticale au moment où le pied quitte le sol.

La *cheville* décrit un arc de cercle, comme dans la marche.

Le genou décrit également un arc de cercle autour de la cheville pendant la durée de l'appui ferme du pied, puis il s'élève brusquement (voir fig. 52), sa vitesse horizontale diminue, d'où redressement de la jambe et élévation simultanée de la *hanche*. Celle-ci s'abaisse pendant la première période de l'appui ferme du pied; l'axe de la cuisse, d'abord très oblique, se redresse progressivement (voir fig. 52); la courbe décrite est à concavité supérieure.

b) *Levé du pied.* — Au moment où le pied perd contact, la *cheville* continue sa

course en avant et décrit, pendant toute la durée de la suspension du corps qui suit immédiatement, une courbe qui se redresse de plus en plus, pour devenir presque une droite pendant le deuxième temps de suspension. A la fin de ce deuxième temps elle s'infléchit lentement vers le sol.

Le *genou*, qui s'est redressé pendant l'appui, se fléchit de nouveau pendant le premier temps de suspension, pour se redresser pendant le deuxième temps. Sa courbe, d'abord ascendante, s'infléchit de plus en plus vers le bas et atteint un minimum correspondant à l'appui de l'autre pied, se relève à nouveau et atteint un nouveau maximum, pendant le deuxième temps de suspension.

La *hanche* décrit une courbe sinusoïdale dont les minima correspondent avec les temps d'appui droit et gauche, les maxima avec les temps de suspension.

La vitesse de la hanche aux divers points de sa trajectoire varie très peu, sauf

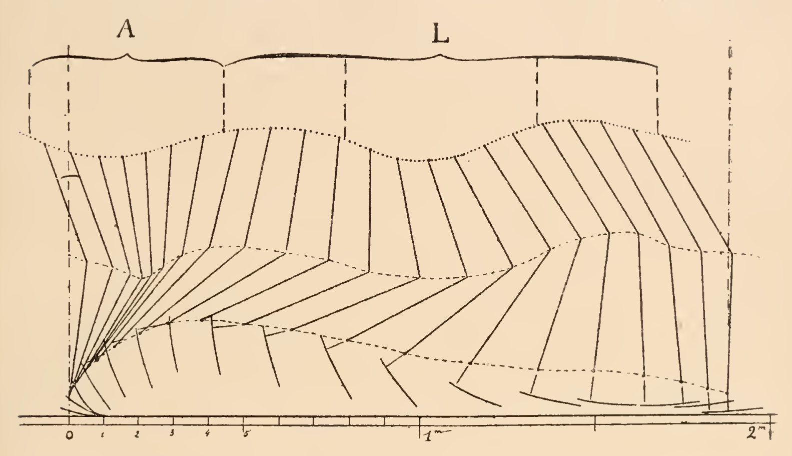


Fig. 52. — A, période d'appui du pied droit; le pied, qui avait été immobile dans la première partie de cette phase, pivote autour de sa pointe ; L, période de lever du pied ; elle se divise en trois phases ; la première et la dernière correspondent à des suspensions du corps au-dessus du sol; la trajectoire de la hanche y est convexe par en haut ; la phase moyenne correspond à l'appui du pied gauche ; la trajectoire de la hanche y est concave par en haut.

Dans ces épures chronophotographiques, les vitesses se mesurent d'après l'écartement des images qui sont prises à des intervalles de temps égaux. Un ralentissement se traduit donc par un rapprochement des points sur la trajectoire, une accélération par l'écartement de ces points (Marey et Demeny).

pendant la période d'appui du même côté, où elle se trouve légèrement diminuée. Enfin, l'axe de la cuisse qui relie le genou à la hanche tourne autour de celle-ci, pendant toute la durée du pas. Il est vertical vers la fin du premier temps de suspension, c'est-à-dire au moment où va se produire l'appui de l'autre pied.

Le bassin décrit surtout des mouvements de rotation autour d'un axe vertical. La hanche droite avance sur la jambe quand celle-ci est à l'appui, et *vice versa*. L'appui ferme du pied correspond avec le maximum de torsion de cette partie du tronc.

Les oscillations de la tête sont d'autant plus petites que la vitesse est plus grande.

Dans la course de vélocité sa trajectoire est à peu près horizontale (fig. 53). Par contre, dans cette course, les mouvements de flexion du membre inférieur sont très accentués, comme on le voit dans la figure 53. Les mouvements d'extension de la cuisse sont aussi un peu exagérés.

La trajectoire du *centre de gravité* est d'autant plus tendue que la vitesse est plus grande et tend à se confondre avec une droite parallèle au plan du terrain.

Parallèle de la marche et de la course au point de vue cinématique. — La marche et la course dont nous venons d'analyser les mouvements présentent entre elles une grande

analogie et nous avons dit que les anciens auteurs tendaient à les considérer comme un mode de locomotion unique et ne différant guère l'une de l'autre que par la vitesse de progression.

Il y a évidemment une grande analogie entre le pas de marche et le pas de course considérés isolément, et en particulier dans le mode d'action sur le sol.

Dans les deux, il y a une période d'appui ferme du pied et une période de déroulement de la cheville autour d'un même axe, passant près des articulations métatarso-phalangiennes. Dans la marche le pied aborde le sol par le talon; dans la course par le talon, la plante ou la pointe suivant la longueur du pas. Dans la course, le membre inférieur décrit autour de l'articulation de la hanche un angle plus grand que dans la marche. Il en est de même de ses divers articles qui décrivent des angles respectifs plus grands dans la course que dans la marche. Les mouvements des membres sont donc exagérés dans la course. Les trajectoires des divers points considérés, cheville, genou, en subissent nécessairement le contre-coup et décrivent des sinuosités plus accentuées ou

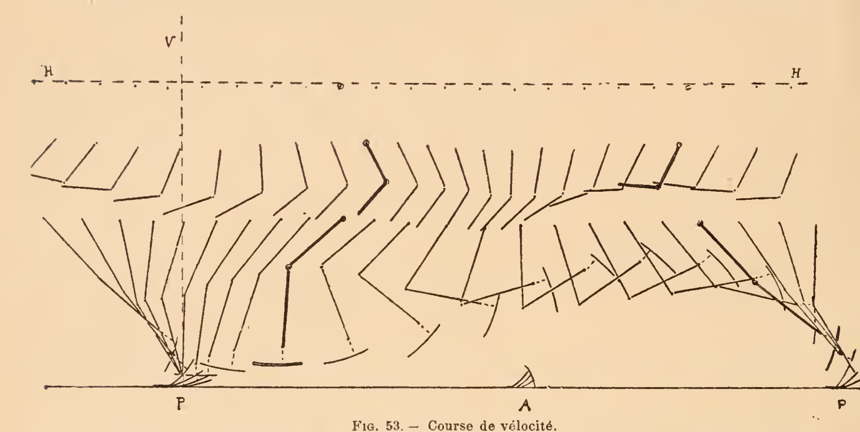


Fig. 53. — Course de vélocité.
P, P, appuis successifs du même pied gauche, longueur du pas, 3m,27 ; A, appui du pied droit ; VP, verticale passant par la cheville du pied à l'appui ; HH, horizontale se confondant presque avec la trajectoire du sommet de la tête (Analyse chronophotographique) (Demeny).

plus brusques. Les oscillations verticales de la hanche sont un peu plus grandes dans la course que dans la marche.

Par contre, les oscillations du tronc sont beaucoup moindres et leur niveau moyen est plus bas dans la course que dans la marche.

Enfin, remarque intéressante : Dans la marche « la vitesse moyenne du pied est supérieure au double de la vitesse de progression du corps », cela est dû à l'appui ; dans la course, au contraire, « la vitesse moyenne du pied est inférieure au double de la vitesse de progression du corps », cela est dû au temps de suspension (Marey et Demeny) [1].

Nous avons également vu plus haut, en étudiant le pas au point de vue dynamique, que la courbe des pressions sur le sol ne présente qu'une oscillation de très courte durée dans le pas de course, tandis qu'il y a deux et même trois oscillations, de durée totale beaucoup plus longue.

Du travail mécanique dans la marche et dans la course. — On sait que le travail mécanique est le produit d'une force par le chemin parcouru par son point d'application.

Où est la force? Dans les muscles.

Où est son point d'application? Au centre de gravité.

1. *C. R. Ac. des Sc.*, CIII, 20 sept. et 4 oct. 1886.

Nous avons vú plus haut qu'une force, pour être utile, voire pour pouvoir se manifester, a en réalité deux points d'application : l'un sur une masse qui, en général et dans la pratique courante, est infiniment grande et qui sert de point d'appui ; l'autre sur une autre masse, généralement beaucoup plus petite, et qui est la masse à mouvoir.

Nous avons vu également comment le muscle produit le mouvement et comment il s'adapte aux conditions si diverses que lui impose la variabilité des efforts à produire, tant en intensité qu'en direction, et comment la nature a simplement résolu le problème.

Or il n'a pas encore été possible de mesurer directement la force déployée par un muscle à un moment quelconque de son action, encore moins si l'on a affaire à un groupe de muscles synergiques, et même, dans beaucoup de cas, à un grand nombre de groupes à la fois.

De plus, parmi tous les muscles en jeu il en est qui font du travail passif ou physiologique (CHAUVEAU), lequel ne peut s'évaluer en kilogrammètres, tandis que d'autres fournissent du travail actif. Quelle part respective aura chacun de ces muscles dans la dépense d'énergie? Cette évaluation nous semble encore inaccessible. Aussi, en ce qui concerne la locomotion, s'en est-on tenu à la mesure du « travail » telle qu'elle

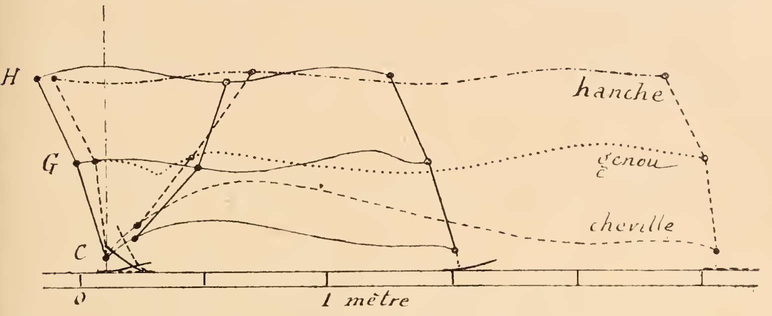


FIG. 54. — Attitudes, longueur de pas et angle de déroulement du membre inférieur droit dans la marche et dans la course. Les lignes ponctuées correspondent à la course (MAREY et DEMENY).

ressort des oscillations du corps et des membres dans l'espace. Mais ce travail ne doit pas être confondu avec la dépense énergétique réelle, car il faut tenir compte du rendement de la machine humaine.

L'évaluation du travail mécanique dans la locomotion de l'homme a été faite d'une façon très complète par MAREY et DEMENY.

Nous avons déjà décrit les oscillations du corps dans l'espace et montré que les différents points du tronc décrivent des courbes complexes s'infléchissant tour à tour vers les trois axes, et le centre de gravité décrit des courbes du même ordre. Mais les mouvements horizontaux étant très peu étendus, MAREY et DEMENY les ont négligés pour ne tenir compte que des oscillations verticales et du déplacement horizontal dans un plan vertical passant par la ligne de progression.

L'oscillation des membres inférieurs nécessite également un travail, car une assimilation complète de l'oscillation de ces membres avec l'oscillation pendulaire n'est pas possible, étant donné que leur période d'oscillation peut varier dans de grandes proportions, variation qui ne peut se produire que par l'effet de la contraction des muscles. MAREY et DEMENY ont donc étudié :

1° Le travail suivant la verticale ;

2° Le travail suivant l'horizontale ;

3° Le travail nécessaire à l'oscillation du membre inférieur pendant sa suspension.

A) *Travail suivant la verticale.* — Le centre de gravité s'élève à chaque pas à une certaine hauteur h, décrivant, ainsi que nous l'avons vu, une série d'oscillations régulières, entre deux droites parallèles passant l'une par les maxima, l'autre par les minima de la trajectoire de ce centre. La distance de ces deux parallèles représente la hauteur

à laquelle le poids du corps est soulevé à chaque pas. On suppose, pour ne pas compliquer le problème, que la progression a lieu dans un plan rigoureusement horizontal.

Si donc le marcheur pèse P kilogrammes, le travail accompli à chaque pas suivant la verticale sera :

$$T_1 = Ph$$

mais physiologiquement le travail est plus grand, car les muscles pendant l'abaissement du corps travaillent pour modérer sa chute, ce qui occasionne un travail supplémentaire. C'est là du travail passif que Marey et Demeny estiment avoir une valeur se rapprochant de celle du travail actif. Le travail réel suivant la verticale serait donc :

$$T_1 = P(2h)$$

Cependant ces mêmes auteurs reconnaissent qu'une partie de ce travail résistant du muscle se trouve emmagasiné dans celui-ci, et transformé en travail actif dès l'ascension suivante; mais il leur a été impossible d'en estimer la valeur.

Le travail réel suivant la verticale aurait donc une valeur intermédiaire et serait plus grand que P h et plus petit que P $(2h)$.

Marey et Demeny estiment la limite maxima du travail T_1 suivant la verticale $[P(2h)]$ à environ 6 kgm. 2 pour un homme de 75 kg. marchant à une vitesse de 75 pas à la minute.

$$T_1 = 6 \text{ kgm. } 2$$

D'après Amar le travail passif qui résulte du freinage pendant la partie descendante de l'oscillation serait (énergétiquement) $\frac{52}{100}$ du travail actif. Le travail serait donc :

$$T_1 = Ph + \frac{Ph \times 52}{100} = \frac{152}{100} Ph$$

de sorte que, si le marcheur pèse 75 kilos, les oscillations verticales étant de 0 m. 04 le travail dépensé serait :

$$T = \frac{75 \times 0{,}04 \times 152}{100} = 4 \text{ kgm. } 56 \qquad (1)$$

B) *Travail suivant l'horizontale.* — Ce travail résulte des variations de la vitesse horizontale et est donné par la notion même des forces vives maxima et minima.

Si la masse totale du corps M se déplace à une vitesse qui croît et décroît successivement d'une certaine vitesse V, limite supérieure, à une autre vitesse v, limite inférieure, l'énergie cinétique maxima sera

$$W_1 = \frac{MV^2}{2}$$

et l'énergie minima

$$W_2 = \frac{Mv^2}{2}$$

de sorte que le travail musculaire T_2 déployé tant en travail actif qu'en travail résistant sera :

$$T_2 = W_1 - W_2 = \frac{MV^2 - Mv^2}{2} = \frac{M}{2}(V^2 - v^2)$$

La méthode chronophotographique donne directement la vitesse horizontale à chaque instant ; le calcul de la force musculaire déployée est dès lors facile à faire.

Marey et Demeny estiment ce travail T_2 à 2 kgm 5.

$$T_2 = 2 \text{ kgm. } 5 \qquad (2)$$

C) *Travail de translation du membre inférieur.* — La valeur de ce travail est très difficile à déterminer. Quelle est la part de la pesanteur, quelle est la part des muscles dans le mouvement très complexe du membre inférieur qui, ainsi que nous l'avons vu, tourne tantôt autour de la cheville comme centre, tantôt autour des articulations métatarso-phalangiennes, tantôt autour de l'articulation de la hanche, le centre de rotation se déplaçant suivant la trajectoire de cette articulation?

Un homme pesant 75 kilos et marchant à la cadence de 40 pas à la minute fournirait, d'après Marey et Demeny, un travail

$$T_3 = 0 \text{ kgm. } 3 \qquad (3)$$

travail assez faible, et presque négligeable.

Travail total. — Le travail total dépensé dans un pas de marche à la cadence de 40 pas par minute, serait donc pour un homme de 75 kilos :

$$T_1 + T_2 + T_3 = 6{,}2 + 2{,}5 + 0{,}3 = 9 \text{ kgm.}$$

Nous avons vu qu'à mesure que l'allure s'accélère les oscillations verticales dimi-

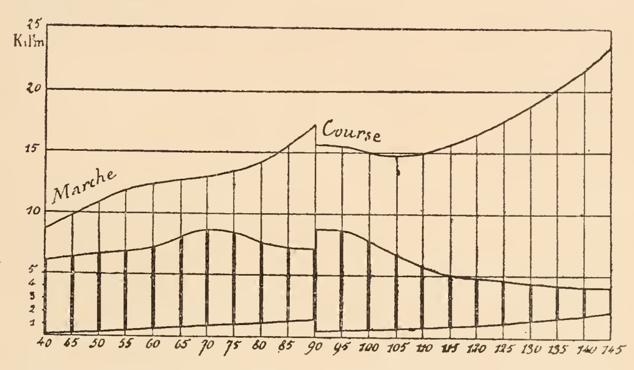


Fig. 55. — Valeurs relatives du travail dépensé dans les différents actes qui constituent un pas. Les expériences ont été faites sur un homme pesant 64 kilogrammes, marchant ou courant sur un terrain ferme parfaitement horizontal (Marey et Demeny).

nuent. Il s'ensuit une diminution du travail T_1 suivant la verticale, favorable aux allures vives. Mais il n'en est pas de même des travaux T_2 et T_3 qui augmentent au contraire dans de vastes proportions. Ainsi le même sujet qui a fourni, dans la marche à la cadence de 40 pas, un travail total de 9 kilogrammètres, fournit dans un pas de course rapide un travail de 24 kgm 1, se subdivisant ainsi :

$T_1 =$ 2 kgm. 3 — oscillations verticales.
$T_2 =$ 18 kgm. 4 — accélération et ralentissement horizontaux.
$T_3 =$ 3 kgm. 4 — translation du membre inférieur.

Total. . 24 kgm. 1

Et en introduisant la notion du temps qui est donnée par le nombre de pas par minute, on trouve que la puissance développée dans la marche lente est de 12 kilogrammètres par seconde, et dans la course rapide 112 kilogrammètres par seconde, soit près de dix fois plus.

Demeny a cherché à déterminer le travail dépensé aux différentes allures par un homme pesant 64 kilogrammes, progressant sur un terrain parfaitement horizontal. Nous reproduisons (figure 55) la courbe qu'il a construite d'après les données des

expériences qu'il avait faites en collaboration avec Marey. Sont portés en abscisses les nombres de pas à la minute, et en ordonnées les trois éléments du travail total disposés de bas en haut dans l'ordre suivant :

1° Travail dû à la translation du membre inférieur;

2° Aux oscillations verticales du corps;

3° Aux accélérations et ralentissements horizontaux.

Cette figure montre que le travail absorbé par l'oscillation du membre inférieur dans la marche croît d'une façon régulière jusqu'à 90 pas par minute; que le travail absorbé par les oscillations verticales atteint un maximum vers la cadence de 70 pas par minute, pour diminuer au delà, mais que cette diminution correspond avec un accroissement rapide du travail dû aux oscillations horizontales.

Dans la course, nous constatons également une augmentation très régulière du tra-

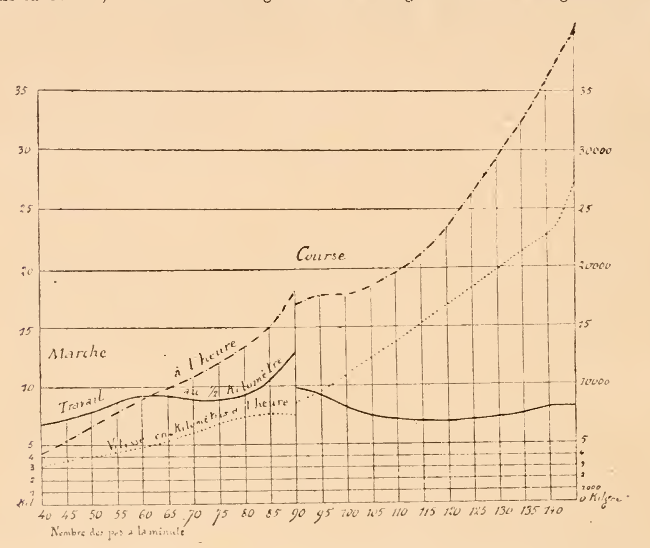


Fig. 56. — Comparaison du travail à l'heure et au kilomètre dans des allures dont la cadence s'accélère régulièrement ; variations correspondantes de la vitesse (Marey et Demeny).

vail due à l'oscillation du membre inférieur; mais le travail dû aux oscillations verticales diminue progressivement, tandis que le travail dû aux accélérations horizontales atteint un minimum à la cadence de 105 pas à la minute, pour croître ensuite régulièrement, mais plus vite que la cadence.

On peut déduire de ces courbes l'allure et la cadence les plus favorables au marcheur ou au coureur, pour couvrir dans un temps minimum et avec une dépense d'énergie minima un certain espace. Demeny a établi, toujours d'après la même série d'expériences, le tableau ci-dessus (fig. 56).

Il est aisé de constater que d'une façon générale le travail au demi-kilomètre est le plus grand, tant dans la marche que dans la course entre 55 et 100 pas à la minute; que le travail dépensé sur le même trajet dans une course à environ 120 pas par minute, est à peu près le même que dans la marche lente à 40 à la minute; qu'il existe dans la marche une limite (80 pas à la minute), au delà de laquelle la dépense de travail croît beaucoup plus vite que la vitesse de progression; que d'une façon générale le travail à l'heure croît avec la cadence, quelle que soit l'allure (marche ou course) :

« J'ai négligé, dit Demeny, le travail dû à l'effort statique de soutien du membre à « l'appui, mais il est entendu que ces évaluations n'ont qu'une valeur comparative ; du « reste la valeur absolue de nos résultats est un maximum. »

Marches ascendante et descendante. — Les évaluations de Marey et Demeny, nous l'avons dit, ont été faites sur un sujet progressant sur un terrain plat absolument horizontal. Cette condition ne se trouve, pour ainsi dire, jamais réalisée dans la nature. Il est évident que si le sujet monte ou descend, si le terrain est accidenté, etc., ses mouvements s'en ressentiront, et par conséquent son travail de progression pourra varier dans des limites très étendues, qu'il est difficile de déterminer.

Quelles que puissent être ces variations, il devra en tout cas produire une certaine quantité de travail Q qui devra être évaluée comme ci-dessus en tenant compte des variations de la vitesse horizontale et de l'oscillation des membres inférieurs, des oscillations verticales, et ajouter à cette quantité Q une autre quantité Ph, qui est la hauteur à laquelle aura été porté le centre de gravité dans le même temps.

Si le déplacement a lieu en descendant, les muscles doivent lutter contre la pesanteur pour éviter la chute et font du travail résistant. Nous avons vu plus haut, à propos des oscillations verticales du corps, que ce travail ne peut pas s'évaluer mécaniquement, mais qu'il nécessite une dépense énergétique de 52 p. 100 (Amar) du travail nécessaire à une ascension de même étendue.

La marche ascendante nécessiterait donc un travail :

$$T = Q + Ph$$

et la marche descendante un travail moindre, soit :

$$T = Q + \frac{Ph \times 52}{100}$$

L'exposé qui précède montre combien il est difficile de mesurer le travail mécanique réel produit par l'homme dans les différents actes de la locomotion.

Travail mécanique et travail statique sont intimement unis, et il n'est guère possible de les séparer. Le travail statique n'existe pas pour les physiciens. Cette dénomination constitue même un non-sens physique, tout travail étant le produit d'une force par un chemin parcouru. Or, dans le travail statique le chemin parcouru = 0, d'où le travail statique = 0. La définition donnée par Poncelet ne semble donc pas pouvoir être appliquée au travail des muscles, qui est un travail interne purement physiologique et apparaît à l'extérieur sous la forme d'efforts, accompagnés ou non de mouvements. (Voir article **Muscles.**)

Dépense énergétique de la locomotion. — Nous savons que toute contraction musculaire avec ou sans raccourcissement, c'est-à-dire avec ou sans travail extérieur, nécessite une certaine dépense d'énergie que l'on peut évaluer en calories en se basant sur la quantité d'oxygène consommé. Zuntz et Schumburg les premiers ont appliqué cette méthode à la locomotion de l'homme. Leurs expériences portèrent sur cinq sujets de poids et de tailles différents. De l'ensemble de leurs expériences, ces auteurs ont établi la moyenne de la dépense énergétique dans la marche de l'homme. Cette dépense s'élève à $0^c,518$ par mètre-kilogramme, à la vitesse moyenne de 4500 mètres à l'heure.

Reprenant ces travaux, Amar a obtenu par les mêmes méthodes un chiffre un peu inférieur : $0^c,506$ par mètre-kilogramme. Ce dernier auteur a construit la courbe que nous reproduisons de la dépense énergétique en fonction de la vitesse de progression.

Cette courbe montre que la dépense énergétique ne varie guère dans les marches lentes, mais qu'elle croît rapidement à partir de $4^{kg},8$ à l'heure pour atteindre 1 calorie par mètre-kilogramme à la vitesse de 8 kilomètres à l'heure. Si nous rapprochons les données fournies par cette courbe de celles du tableau, nous trouvons :

Que d'une part, d'après la courbe d'Amar, la dépense énergétique chez un homme de 64 kilogrammes marchant à une vitesse de $4^{km},500$ à l'heure est de $25^c,26$ par pas, ce qui équivaut à un travail de $10^{kgm},75$;

Que d'autre part, d'après les courbes établies par MAREY et DEMENY, le travail mécanique produit dans les mêmes conditions de vitesse et de poids est de $8^{kgm},500$ environ.

Le rendement à cette allure serait donc :

$$\frac{8,500}{10,75} = 79 \text{ p. } 100$$

Or, AMAR, comparant les résultats obtenus par lui avec ceux de BAUME et FISCHER, ne constate qu'un rendement de 49 p. 100 :

« C'est, dit-il, un rendement considérable, d'après lequel on est en droit de suspec-« ter toutes les évaluations concernant le travail musculaire dans la locomotion. »

Nous ne pouvons ici entrer plus avant dans cette question, qui sera traitée à l'article **Muscles.**

Variétés dans la marche et dans la course. — Nous avons défini la marche : « Le mode de locomotion dans lequel l'un des pieds vient s'appuyer sur le sol avant que l'autre l'ait quitté »; et la course : « Le mode de locomotion dans lequel l'un des pieds vient toucher le sol quand l'autre l'a déjà quitté. »

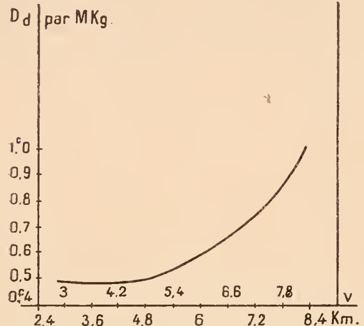


FIG. 57. — Dépense dynamique par mètre kilogramme à différentes allures (AMAR).

Double appui d'une part et suspension d'autre part constituent les caractères distinctifs de ces deux genres de locomotion.

Mais il est des caractères secondaires qui permettent de distinguer plusieurs genres de marches, et plusieurs genres de courses :

A) *Marches*. — 1° Les marches naturelles : *a*) marche en extension qui est celle que nous avons décrite; *b*) marche en flexion, reconnue par DEMENY en 1886, appliquée par DE RAOUL, dans l'armée, étudiée par MANOUVRIER (1890) au point de vue anthropologique par COMTE et FÉLIX REGNAULT (1896), par FÉLIX REGNAULT et DE RAOUL et enfin par FÉLIX REGNAULT (1913); *c*) marches ethniques (BOURGAREL, DE ROCHAS, FÉLIX REGNAULT) pratiquées par les sauvages, les montagnards, etc., et qui tirent leurs caractères spéciaux de la nature du sol, des mœurs, etc. (F. REGNAULT).

2° Les marches artificielles : *a*) marches professionnelles; *b*) marches dues à la mode; *c*) marches passionnelles; *d*) marches d'origine psychique; *e*) marches pathologiques (DEMENY, FÉLIX REGNAULT, DUCROQUET); *f*) marches sportives (PAUL RICHER), parmi lesquelles la marche des *pedestrians* anglais [1], marche spéciale rappelant l'amble des quadrupèdes.

Nous ne pouvons étudier l'un après l'autre ces différents modes de marcher et de

1. ETCHANDY la décrit ainsi : « Dans cette marche, le corps doit être droit, la tête bien en arrière, les coudes au côté, les avant-bras horizontalement en avant, les mains fermées. Pour marcher, on lance la jambe en avant, presque en extension, le pied va se placer devant celui qui est encore posé, le talon touchant le sol le premier et le pied légèrement tourné en dehors. Il ne faut pas écarter démesurément les jambes sous peine de perdre en vitesse. En même temps que la jambe gauche, le bras gauche est poussé en avant et s'allonge comme pour donner un coup de poing, et de même le bras droit doit être projeté en avant avec le pied droit, pour être ramené ensuite en flexion au pas suivant.

« Le rôle des bras est très important à leur avis et doit être étudié avec grand soin. Il est curieux de noter qu'ils ont trouvé utile de remplacer le balancement asymétrique des bras par un balancement symétrique, et c'est d'autant plus curieux que les Arabes trouvent de même un avantage à contrarier la marche naturelle et en diagonale de leurs chevaux et des ânes et ils apprennent à ces bêtes, au moyen d'entraves, à transporter en avant à la fois les deux membres du même côté et à marcher l'amble plutôt que leur pas naturel. Or, à cette allure, les animaux vont plus vite qu'au pas sans se fatiguer davantage. » (ETCHANDY, *Le Monde médical*, n° 74, p. 11.)

courir, d'abord faute de documents assez précis, et ensuite parce que cela nous entraînerait trop loin.

B) *Courses.* — 1° Courses de grand fond dépassant 42000 mètres (de 12 à 13 kilomètres à l'heure) où le temps de suspension est réduit au minimum. Félix Regnault).

2° Courses de fond de 2500 à 42000 mètres (16 kilomètres à l'heure) : les temps de suspension sont bien marqués, si la course se fait soit en extension, soit en *flexion*.

3° Courses de résistance (400 à 2500 mètres) qui sont bondies; le coureur se reçoit élastiquement sur les pointes (Marey et Félix Regnault).

4° Course de vélocité de 60 à 400 mètres; les bonds sont peu élevés, la chute a lieu sur la plante des pieds (Marey, Félix Regnault).

On peut dire que la marche et la course peuvent, quant à leurs caractères secondaires, varier indéfiniment, et il est probable qu'il en est ainsi. Nous irons même plus loin : il y autant de formes de marches, et même de courses, qu'il y a d'individus différents. Tout le monde sait qu'on peut reconnaître une personne à sa *démarche*, preuve qu'il existe des caractères personnels. L'œil perçoit ces caractères, si peu définissables qu'ils puissent être, et il serait le plus souvent très difficile, même à un œil exercé, de les préciser. C'est, sans doute, dans cette sorte de coefficient personnel qu'il faut chercher les raisons pour lesquelles certains individus ont des allures plus rapides ou plus économiques que les autres au point de vue de la dépense de travail. Il y a des coureurs de demi-fond, et, dans ces catégories, ce n'est pas toujours le sujet le plus fort, le plus musclé qui est champion, mais sans doute celui à qui son organisation physique permet la meilleure utilisation de la force.

A ce point de vue spécial d'une meilleure utilisation de la force, certains auteurs *sportsmen* ont préconisé les allures en flexion, marche ou course, parce que celles-ci réduisent les oscillations verticales du corps, qui sont, de beaucoup, les plus dispendieuses, du moins si nous acceptons, comme une vérité acquise, la notion du travail que, principalement d'après Marey et Demeny, nous avons exposée plus haut.

Le commandant de Raoul s'était fait depuis 1893 l'apôtre de ce genre de marche dans l'armée. Comte et Félix Regnault étudièrent ce mode de locomotion, utilisant pour cela l'outillage que Marey avait créé à la station physiologique. — Plus tard (1898) Félix Regnault et de Raoul, publièrent sur ce sujet un livre en collaboration. Depuis cette époque Félix Regnault a soutenu le même point de vue dans divers articles, et tout récemment il a établi un parallèle entre les allures en extension et les allures en flexion. Nous reproduisons ci-dessous le parallèle tel que cet auteur l'a établi.

Marche en extension.	**Marche en flexion.**
Le pied s'appuie sur le sol dès qu'il a pris contact avec lui. Il se pose d'abord par le talon.	Le pied, en prenant contact avec le sol, glisse d'abord sur lui, puis il se pose par toute la plante.
La jambe au moment du posé du pied est en arrière de la verticale élevée du point d'appui.	La jambe, au moment du posé du pied, est en avant de la verticale élevée du point d'appui.
Le genou, étendu au début de l'appui du pied, reste étendu pendant que le corps passe en avant de son appui.	Le genou, fléchi au moment du contact du pied avec le sol, continue à se fléchir quand le corps passe en avant.
L'articulation de la hanche est peu fléchie.	L'articulation de la hanche est très fléchie ; elle l'est aux mêmes moments que le genou.
Au moment du double appui, l'angle formé par les deux cuisses est petit.	Au moment du double appui l'angle formé par les deux cuisses est très grand.
Le corps est vertical ou faiblement incliné en avant.	Le corps est plus incliné en avant.
La réaction verticale du tronc est plus grande.	La réaction verticale du tronc est plus petite.
La pression du pied sur le sol est plus forte.	La pression du pied est plus faible.

Course en extension.	Course en flexion.
Le pied arrive sur le sol en formant avec lui un angle plus ouvert. Il s'y appuie d'emblée par le talon.	Le pied arrive sur le sol en formant avec lui un angle moins ouvert. Il la touche du talon, puis glisse sur une longueur de 27 centimètres, s'y pose enfin par toute la plante.
La jambe, au moment de l'appui du pied, forme avec la verticale un angle de 12°.	La jambe, qui continue à osciller pendant que le pied glisse sur le sol, forme avec la verticale, au moment de l'appui, un angle de 2°.
L'angle du levé, ou angle que fait la jambe avec la verticale au moment du levé du pied, est de 30°.	L'angle du levé est de 33°.
Le genou, au moment où le pied appuie sur le sol, forme un angle de 169°.	Le genou, au moment où le pied appuie sur le sol, forme un angle de 140°.
L'amplitude des oscillations des segments des membres est : du pied sur la jambe, 53°; de la jambe sur la cuisse, 84°; de la cuisse sur le tronc,. 65°.	L'amplitude des oscillations des segments des membres est : du pied sur la jambe, 62° ; de la jambe sur la cuisse, 65°; de la cuisse sur le tronc, 77°.
L'angle formé par les deux cuisses, au moment du levé du pied, est de 40°.	L'angle des deux cuisses est de 77°.
Le corps a une inclinaison moyenne en avant de 5° sur la verticale.	Le corps a une inclinaison moyenne en avant de 13°.
L'amplitude des oscillations verticales du corps est de 7 centimètres.	L'amplitude des oscillations verticales du corps est de 5 centimètres plus faible que dans tout autre genre de course.
La pression du pied sur le sol au moment de l'appui est de 165 kilogrammes.	La pression qu'exerce le pied sur le sol au moment de l'appui est de 123 kilogrammes.
La courbe de pression s'élève et tombe brusquement.	La courbe de pression s'élève, et tombe doucement.

Peut-on réellement induire, des parallèles ci-dessus, que les allures en flexion soient supérieures aux allures en extension? Cela nous semble fort loin d'être démontré.

En effet, d'une part, nous considérons que le glissement du pied sur le sol au moment où il va poser, constitue un freinage nuisible à la progression, et nous ne pouvons admettre qu'un frottement dans aucun cas puisse être considéré comme une économie d'énergie. D'autre part, si ces allures diminuent l'amplitude des oscillations verticales du corps dans de notables proportions, il n'en est pas moins vrai, ainsi que l'ont fait remarquer Manouvrier et après lui Paul Richer, que l'état de contraction prolongée de certains muscles, et en particulier des quadriceps cruraux, constitue un travail passif. Cette contraction *statique* du muscle est-elle préférable, comme économie d'énergie, à la contraction *balistique* de ces muscles dans les allures en extension? Une étude approfondie de la dépense énergétique pourrait seule fixer ce point encore fort obscur. Il est à signaler que les essais pratiqués dans l'armée n'ont jamais donné de bons résultats et ont été abandonnés.

Du reste, F. Regnault, lui-même, dans un article récent, concède qu'au-dessous de 6 à 7 kilomètres à l'heure la marche en flexion fatigue plus que la marche ordinaire en extension.

En ce qui concerne les courses, le même auteur se résume ainsi : « Les courses de fond se courent en flexion. Moins l'espace à parcourir est grand, plus elles se rapprochent du type en extension. Les courses de résistance, dont le type est de 800 mètres, sont bondies.

« Les courses de vélocité, au contraire, dont le type est de 800 mètres, sont glissées. »

Que faut-il conclure de ces faits? Il est difficile de se prononcer faute de données précises. Nous n'avons en effet aucune idée de la dépense énergétique que nécessitent les unes et les autres allures, à vitesse de progression égale, pour pouvoir baser un

parallèle sur des faits scientifiques. Toutefois, dans l'état actuel de la question, si l'on considère seulement quatre vitesses de progression, qu'il s'agisse de marches ou de courses : — 1° petites vitesses; 2° moyennes vitesses; 3° grandes vitesses; 4° très grandes vitesses, — il est peut-être permis de dire qu'aux moyennes vitesses l'avantage est aux allures en flexion, tandis qu'aux petites et grandes vitesses l'avantage est aux allures en extension.

Le saut. — Muller avait défini le saut : « un déplacement ayant pour caractère que le corps demeure un certain temps éloigné du sol ». Si vague que soit cette définition, elle fait ressortir assez bien le caractère essentiel du saut, qui réside dans un temps de suspension plus ou moins long. Voici comment ce même auteur en conçoit le mécanisme : « Le corps est préalablement incliné sur les cuisses. Les trois articulations, hanche, genou, cheville, d'abord fléchies, se distendent simultanément de façon à soulever le corps à une grande distance du sol. Le sol résiste à l'action musculaire de sorte que toute l'impulsion se trouve communiquée au centre de gravité qui se trouve projeté suivant la direction moyenne des articulations qui se déploient. »

Mayow, cité par Barthez, compare le corps à un projectile lancé par les extenseurs.

Giraud-Teulon, faisant sienne l'opinion déjà émise au xviie siècle par Borelli, croit à l'existence d'une force élastique qui par brusque détente lance le corps dans l'espace. Cette idée de détente brusque a été plus tard admise par Marey et Demeny, qui s'expriment ainsi : « Le saut consiste en une projection de la masse du corps par la détente brusque des membres inférieurs préalablement fléchis : c'est un mouvement comparable à ceux que l'on étudie dans la balistique dont il suit les lois. » Le saut est donc le résultat d'un ensemble de phénomènes physiologiques et mécaniques, que Demeny a divisé en quatre phases :

1° Une *phase préparatoire*, pendant laquelle le sauteur se ramasse sur lui-même par la flexion de ses membres inférieures, (sauts de pied ferme) fait déjà observé par les auteurs anciens (Borelli, J. Muller, etc.); ou bien pendant laquelle il se donne par une course préalable une vitesse horizontale qui lui permettra de franchir un plus grand espace (sauts avec élan).

2° Une *phase d'impulsion*, pendant laquelle les deux membres inférieurs se redressent brusquement, pour communiquer à la masse du corps une certaine vitesse

Fig. 58. — Images chronophotographique réduites à la moitié gauche du corps et disposées dans leurs positions respectives (Dr Raoul et F. Regnault).

dans la direction voulue (sauts de pied ferme); ou bien pendant laquelle un seul des membres inférieurs soulève le corps préalablement doué d'une vitesse horizontale (sauts avec élan).

3° Une *phase de suspension*, pendant laquelle le corps flotte dans l'espace.

4° Une *phase de chute*[1] pendant laquelle le corps, revenant en contact avec le sol, se reçoit élastiquement pour éviter les chocs brusques nuisibles.

Cela dit nous passerons en revue les genres de sauts les plus usités et qui seront : *a*) le saut en hauteur de pied ferme; *b*) le saut en longueur de pied ferme; *c*) le saut en longueur avec élan; *d*) le saut en hauteur avec élan.

a) *Saut en hauteur de pied ferme sur place.* — Le sauteur, d'abord immobile dans l'attitude de la station droite, lève les bras en avant et en haut, tandis qu'il s'élève sur la pointe des pieds pour élever son centre de gravité le plus haut possible au-dessus du sol.

Ce mouvement d'élévation, plus ou moins rapide selon les auteurs, est suivi d'un mouvement d'abaissement aussi rapide que possible de ce même centre de gravité. Les



Fig. 59. — Phases successives d'un saut en longueur (chronophotographie sur plaque fixe) (Marey).

membres inférieurs se dérobent sous la masse du corps, les bras s'abaissent avec une vitesse croissante, et le sauteur prend alors l'attitude ramassée. C'est la fin de la phase préparatoire. A cet instant précis, nulle force musculaire n'est en jeu. Les membres inférieurs sont fortement fléchis, prêts à se distendre brusquement comme un ressort, et la phase d'impulsion commence. Les bras sont de nouveau projetés en avant, tournant avec vitesse autour de l'axe des épaules, tandis que synchroniquement s'opère la détente des membres inférieurs. On peut dire qu'à ce moment tous les extenseurs du corps, sauf ceux des bras, fournissent un effort maximum; et la masse du corps s'élève d'un mouvement uniformément accéléré et perd contact avec le sol, quand il a atteint son maximum d'extension. On voit que les bras sont très élevés au-dessus de la tête dans une position telle que le centre de gravité se trouve le plus élevé possible. — La suspension a lieu. Elle sera d'autant plus longue que la vitesse verticale du corps au moment de la perte de contact sera plus grande. Il devient alors un projectile, mais non un projectile inerte — et c'est là un point important — car un nouvel abaissement rapide des bras, qui se produit pendant la suspension, produit sur le reste du corps une réaction verticale momentanée de sens inverse, susceptible d'élever encore un peu la masse du tronc et des jambes. Cet abaissement rapide des bras se produit chaque fois que le sauteur désire franchir un obstacle élevé. Quand le centre de gravité a atteint le point culminant de sa trajectoire, il retombe d'un mouvement uniformément

1. La chute réelle, telle qu'on la conçoit dans le langage courant, commence au sommet de la trajectoire; le sens que nous donnerons après Demeny à ce mot est plus restreint; la phase de chute ne commence pour nous qu'au moment précis où les pieds reprennent contact avec le sol.

accéléré, et le corps retombe sur les membres inférieurs, légèrement fléchis, qui le reçoivent élastiquement. C'est la phase de chute.

Il est à remarquer que, dans ce genre de saut, le centre de gravité est toujours au-dessus du point d'appui, et que l'impulsion est verticale.

b) *Saut en longueur sans élan.* — Marey et Demeny ont fait de ce saut une étude complète, tant au point de vue cinématique qu'au point de vue dynamique.

Dans la période préparatoire, le sauteur exécute exactement les mêmes mouvements que dans le saut sur place, avec cette différence que la ligne passant par le point d'appui et le centre de gravité s'incline progressivement en avant pendant toute la durée de cette période, et continue même son mouvement pendant la phase d'impulsion, de telle sorte qu'à la fin de cette dernière cette droite est très oblique.

La phase d'impulsion ne diffère pas non plus de celle du saut sur place, quant aux mouvements exécutés par les membres inférieurs et supérieurs, si on les étudie dans leurs rapports avec la ligne d'impulsion passant par le centre de gravité, et non dans leurs rapports avec la verticale, laquelle, dans le saut sur place, se confond avec la ligne d'impulsion.

Il en est de même des deux autres phases (suspension et chute).

Le saut en longueur ne diffère donc pas du saut sur place au point de vue purement cinématique, mais il en diffère par la direction des réactions des pieds sur le sol, tant à l'impulsion qu'à la chute. Cette direction est plus ou moins oblique. Cette obliquité influe d'une façon considérable sur la longueur du saut à impulsion égale. — Nous verrons plus loin, en étudiant le saut en général au point de vue dynamique, l'influence de la direction des forces sur la forme du saut.

c) *Saut en longueur avec élan.* — Dans ce saut la phase préparatoire est constituée par une course rapide qui sert à acquérir une grande vitesse horizontale. Cette course ne diffère pas de la course ordinaire, dite course de vitesse, sauf dans le dernier pas, et exclusivement en ce qui concerne le mouvement des bras, qui au moment où le pied postérieur se détache du sol sont tous les deux en arrière, tandis que dans la course ordinaire leurs mouvements sont alternés (attitude n° 1 de la fig. 59).

L'impulsion est unilatérale, c'est-à-dire qu'elle est produite par l'une des jambes seulement, et par la jambe gauche, chez la plupart des sauteurs. Pendant cette phase la jambe à l'appui se détend vigoureusement, et les bras sont portés simultanément en avant ainsi que la jambe oscillante (Attitude n° 2 de la fig. 59).

Pour la période de suspension, on remarque pendant la première partie une certaine dyssymétrie dans les mouvements. Le bras droit s'élève plus haut que le bras gauche, et simultanément la jambe gauche qui a quitté le sol s'élève et avance progressivement (attitude n° 3). Ces deux mouvements produisent un couple de forces inverses qui permettent au sauteur de garder son équilibre. Si cette compensation ne se produisait pas, le soulèvement de la jambe gauche qui a produit l'impulsion, et qui par ce fait est restée en retard sur le reste de la masse du corps, produirait un mouvement de rotation du corps autour d'un axe horizontal antéro-postérieur. — Il est du reste facile d'observer que, dans certains sauts manqués, cette compensation ne se produisant pas, le sauteur n'arrive pas à reprendre l'attitude symétrique (attitude n° 5), et dès lors retombe sur un pied et non sur les deux à la fois, comme cela a lieu normalement (attitude n° 6). — A partir du point culminant de la trajectoire les bras sont vivement abaissés et rejetés en arrière, pour revenir ensuite vivement en avant dès que les pieds ont repris contact avec le sol (attitudes 4, 5, 6, 7, 8).

L'amortissement du choc est produit par un travail frénateur des extenseurs.

d) *Saut en hauteur avec élan.* — Le saut en hauteur avec élan est en réalité un saut mixte en hauteur et en longueur. Le but de ce saut étant de franchir un obstacle élevé, il s'ensuit certaines modifications dans les mouvements des membres du sauteur.

La phase préparatoire (course) est semblable à celle du saut en longueur, que nous venons de décrire, avec cette différence que la course est moins rapide.

L'impulsion est donnée par une détente brusque de l'une des jambes.

Les mouvements des bras pendant cette phase sont assez variables suivant les sauteurs, comme on peut s'en rendre compte d'après les figures fig. 59 et 60.

Dans la phase de suspension, les positions relatives des membres supérieurs ou inférieurs varient également avec les sujets. Certains franchissent l'obstacle, les deux jambes réunies, les bras étant vivement portés en arrière. D'autres passent leurs jambes l'une après l'autre, les bras exécutant des mouvements inverses.

D'une façon générale, le sauteur tend à se raccourcir le plus possible, fléchit au maximum la cuisse sur le tronc et passe sur l'obstacle, soit la jambe également fléchie sur la cuisse, dans un plan vertical, soit dans un plan plus ou moins oblique par rotation simultanée de l'axe de la cuisse, soit enfin plus ou moins étendue. Le but de ces manœuvres du sauteur est de franchir l'obstacle avec le minimum d'effort; car elles

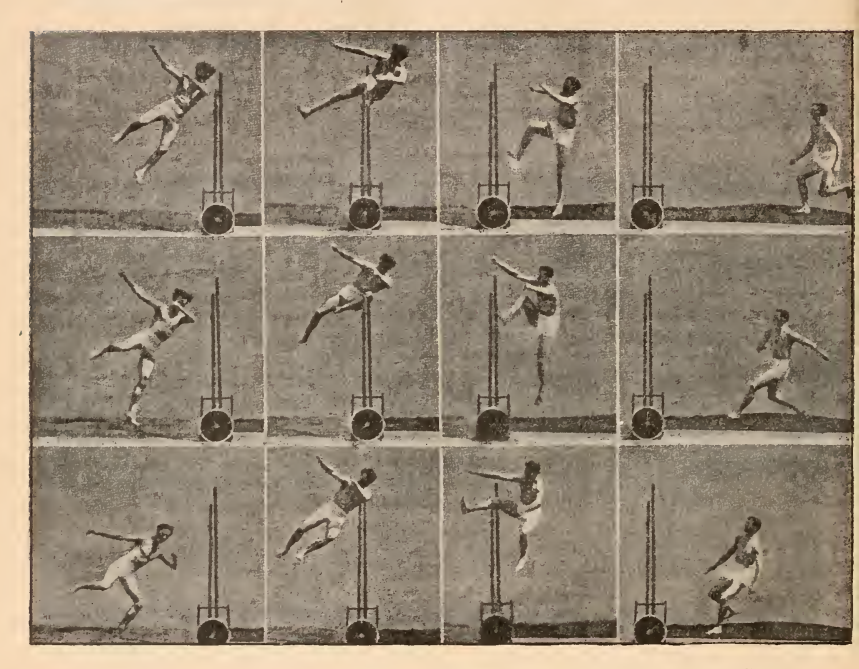


Fig. 60. — Saut en longueur, avec élan, par l'Américain Sweeney : la succession des images se lit en commençant en haut et à droite. (Marey.)

ont pour effet de diminuer la hauteur à laquelle il est nécessaire d'élever le centre de gravité au-dessus du point culminant de l'obstacle à franchir.

La chute s'opère, soit élastiquement sur les deux pieds, comme dans le saut en longueur, soit sur un pied seulement, suivant la façon de sauter particulière au sujet.

Le saut au point de vue dynamique. — Nous avons vu plus haut que pendant la période de suspension le corps est assimilable à un projectile et que les lois de la balistique lui sont applicables. La trajectoire du centre de gravité sera donc parabolique dans tous les cas où il y aura déplacement horizontal. Dans le saut en hauteur sur place, la trajectoire du centre de gravité est une parabole dont le paramètre tend vers 0. Quel que soit le saut, les espaces parcourus par le centre de gravité dépendent : 1° de la vitesse initiale, c'est-à-dire de la vitesse moyenne au début de la phase de suspension; 2° de la direction.

Saut en hauteur de pied ferme. — Dans le saut sur place la vitesse initiale v

est verticale; le centre de gravité s'élèvera à une certaine hauteur h, qui a pour expression :

$$h = \frac{v^2}{2g}$$

Le travail W dépensé pour élever le corps à cette hauteur h sera donc pour P kilogs. et v mètres par seconde.

$$(1) \qquad W = Ph = P\frac{v^2}{2g} \text{ kgm.}$$

Mais cette élévation du poids à une certaine hauteur est suivie d'une chute accélérée, de telle sorte qu'en se posant de nouveau sur le sol le corps du sauteur a acquis une vitesse v' de haut en bas et par conséquent une énergie cinétique que les muscles doivent détruire, et qui a pour valeur :

$$(2) \qquad W' = \frac{Pv'^2}{2g} \text{ kgm.}$$

Cette vitesse v' sera égale à v si les pieds du sauteur reprennent contact avec le sol au moment même où le centre de gravité passe par le même point de l'espace où il se trouvait à la fin de l'impulsion, c'est-à-dire au point même où il était doué de sa vitesse initiale v.

Fig. 61. — Théorie du saut.

Le travail total actif ou résistant fourni par les muscles sera donc égal à la somme des équations (1) et (2), soit :

$$W + W' = \frac{Pv^2}{2g} + \frac{Pv'^2}{2g} = \frac{P}{2g}(v^2 + v'^2) \text{ kgm.}$$

Saut en longueur de pied ferme. — Dans ce saut la ligne d'impulsion, passant par le point d'appui des pieds et le centre de gravité, est oblique, et fait avec l'horizontale un certain angle α (fig. 61). Le corps se trouve donc lancé à la fin de la phase d'impulsion suivant la ligne $a\,b$ à une vitesse v (vitesse initiale), la hauteur h qu'il pourra atteindre sera :

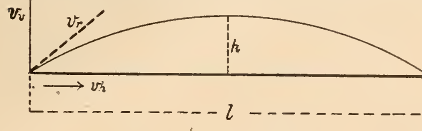


Fig. 62. — Théorie du saut

$$h = \frac{v^2}{2g} sin^2\alpha$$

et l'espace l franchi horizontalement :

$$l = \frac{v^2}{g} sin^2\alpha$$

Cet espace est maximum pour $\alpha = 45°$.

D'autre part le travail actif nécessaire pour lancer le corps suivant $a\,b$ à la vitesse initiale v, sera donné par la force vive initiale, soit

$$W = \frac{Pv^2}{2g} \text{ kgm.}$$

et le travail passif par la force vive finale donnée par la vitesse v' au moment de la chute sur les pieds, soit

$$W' = \frac{Pv'^2}{2g} \text{ kgm.}$$

$$\text{Travail total} = W + W' = \frac{P}{2g}(v^2 + v'^2)$$

on voit que cette formule est identique à celle du saut en hauteur sur place. Seule la direction des forces a changé.

Saut en longueur avec élan. — Dans les deux sauts précédents l'impulsion est simple, c'est-à-dire qu'ils résultent d'une force unique de direction variable.

Il n'en est pas de même pour les sauts précédés d'une course, dans lesquels deux forces entrent en jeu pour produire l'effet voulu :

1° Une force vive de direction horizontale, acquise par la masse du corps pendant la course préalable;

2° Une impulsion verticale, due à la détente de l'un des membres inférieurs, donnant naissance à une force vive dans le sens vertical.

L'espace franchi dans un saut dépend donc des rapports de ces deux forces entre elles, ou, ce qui revient au même, des vitesses horizontales et verticales du corps au moment où le pied perd contact avec le sol. — Mais si la vitesse horizontale — nous négligeons bien entendu la résistance de l'air — est une vitesse uniforme, la vitesse verticale est uniformément retardée, et pour se faire une idée claire du mécanisme du saut il est nécessaire de baser nos raisonnements sur la notion du temps. — Supposons donc d'une part que le sauteur a acquis dans une course préalable une certaine vitesse horizontale, V, et, d'autre part, qu'il s'est donné une impulsion verticale capable d'élever son centre de gravité à une certaine hauteur (h) (fig. 62).

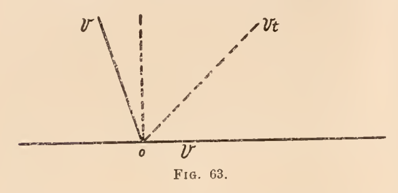


Fig. 63.

Cette hauteur h a pour valeur :

$$h = \frac{V^2}{2g} = \frac{gt^2}{2} \qquad \text{où} \qquad t = \text{le temps en secondes}$$

nous tirons de cette égalité :

$$t = \sqrt{\frac{2h}{g}}$$

La descente du centre de gravité nécessite un temps égal. La durée totale de la suspension sera donc double, soit :

$$2t = 2\sqrt{\frac{2h}{g}} = \sqrt{\frac{8h}{g}}$$

La distance franchie sera égale au produit de la vitesse horizontale par le temps de la suspension, soit :

$$L = V\sqrt{\frac{8h}{g}} = V\sqrt{h}\ \sqrt{\frac{8}{g}}$$

L'examen de cette formule montre que la longueur du saut est en raison directe de la vitesse horizontale et de la racine carrée de la hauteur à laquelle est élevé le centre de gravité : — Si (h) nous est inconnue et que nous ayons comme donnée la vitesse initiale verticale, nous pouvons remplacer (h) par la valeur $\frac{v^2}{2g}$ qui lui est égale, et l'équation devient :

$$L = V\sqrt{\frac{4v^2}{g}} = \frac{2}{g}Vv$$

ou

$$L = 0{,}204\ Vv$$

L'espace franchi dans un saut en terrain horizontal est donc égal au produit de trois facteurs : la vitesse horizontale, la vitesse verticale et une constante (0,204). — Cette règle n'est absolument vraie que si le centre de gravité, au moment où le pied reprend contact avec le sol, se trouve dans le plan horizontal passant par la position qu'il occupait précédemment, à l'instant où le pied avait quitté le sol au moment de l'impulsion.

En réalité le saut est un peu plus étendu; car le sauteur ne touche le sol que les jambes très fléchies. Il s'ensuit qu'au moment de l'appui des pieds le centre de gravité se trouve un peu plus bas qu'au début de la suspension. — La trajectoire parabolique n'est donc pas symétrique; la branche antérieure de la parabole est plus longue.

L'espace franchi s'allonge de la projection horizontale de cet excès de la courbe descendante sur la courbe ascendante.

Le *travail* dépensé dans un saut en longueur avec élan est difficile à évaluer, si l'on veut faire entrer en ligne de compte celui de la course préalable qui constitue sa période préparatoire; mais il est relativement très facile d'évaluer le travail absorbé par le saut proprement dit, c'est-à-dire le travail nécessaire pour produire la suspension du corps pendant un temps plus ou moins long et lui faire franchir un certain espace.

Le poids du corps se trouve en effet lancé à une certaine vitesse dans l'espace, et cette force vive acquise est le résultat soit de la force déployée dans la course préalable, soit de celle déployée dans la détente du membre à l'appui. Cette force vive représente un certain travail que nous évaluerons comme pour les sauts précédents :

$$W = \frac{PV_t^2}{2g}$$

V_t est la vitesse du centre de gravité suivant la tangente à la trajectoire au début de la période de suspension. Elle est la résultante de la vitesse horizontale V et de la vitesse verticale v, et sa valeur en fonction de celle-ci nous est donnée par l'égalité :

$$V_t^2 = V^2 + v^2$$

Le travail en fonction des vitesses horizontale et verticale du corps sera donc :

$$W = \frac{P(V^2 + v^2)}{2g}$$

Le travail résistant a la même valeur et est même un peu supérieur pour la raison exposée plus haut en ce qui concerne la longueur du saut, à savoir, que la branche descendante de la trajectoire parabolique est plus longue. Il s'ensuit une augmentation de la vitesse verticale, et par conséquent de la force vive totale au moment où les pieds reprennent contact avec le sol :

Donc

$$\text{Travail total minimum} = 2W = \frac{2P(V^2 + v^2)}{2g} = \frac{P(V^2 + v^2)}{g}$$

Les mesures directes prises sur les chronophotographies permettent d'acquérir la notion exacte de la vitesse horizontale. Un calcul très simple, que nous avons indiqué plus haut, permet de déduire de la hauteur maxima atteinte par le centre de gravité, la valeur de la vitesse verticale initiale.

Saut en hauteur avec élan. — Ce saut ne diffère pas essentiellement du saut en longueur. Ainsi que cela résulte des données cinématiques développées plus haut par la course préalable, le sauteur se donne une certaine vitesse horizontale qui, avec la composante produite par l'impulsion, donne une résultante tangente à la trajectoire laquelle, ici, contrairement à ce qui se passe dans le saut en longueur, doit être le moins tendue possible.

Ce résultat est obtenu : 1° par un effort d'impulsion porté au maximum; 2° par une orientation appropriée de cet effort. Cette impulsion commence dans la position *ov*, c'est-à-dire avant que le centre de gravité ne passe par la verticale, de sorte que les muscles du membre inférieur se tendent fortement sous l'effet de la vitesse horizontale *ov* acquise dans la course préalable.

Ce surcroît de tension dû à la vitesse acquise met en jeu leur élasticité propre et augmente d'autant l'impulsion verticale.

Il est facile de constater sur les photographies que, contrairement à ce qui se passe dans le saut en longueur, cette impulsion cesse aussitôt que le centre de gravité est sur la verticale élevée du point d'appui.

Le saut en hauteur avec élan n'est donc qu'un saut en longueur dans lequel une partie de la vitesse horizontale acquise dans la course préalable est utilisée à produire une tension musculaire plus grande, qui produit une impulsion verticale plus forte.

Les formules établies pour le saut en longueur s'appliquent rigoureusement au saut en hauteur, tant pour la hauteur, qu'il est possible d'atteindre avec une vitesse initiale verticale déterminée, que pour l'évaluation du travail absorbé.

L'impulsion dans le saut. — La chronophotographie permet, ainsi que nous venons

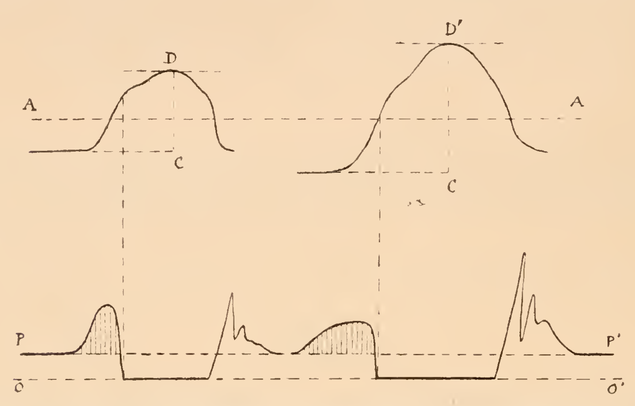


Fig. 64. — Deux sauts en longueur exécutés sur le dynamographe. En haut, les hauteurs CD, C' D' réduites toutes deux à la même échelle; en bas, tracés dynamométriques : les aires d'impulsion correspondant à chacun des sauts sont teintées de hachures.

de le voir, de se faire une idée très précise des conditions dynamiques du saut quelle que soit sa forme.

Le corps devenu projectile obéit aux mêmes lois que lui. Mais la vitesse acquise par un mobile quelconque dépend, non seulement de l'intensité des forces qui ont donné naissance au mouvement, mais aussi du temps pendant lequel ces forces agissent.

« Ce n'est pas, disent Marey et Demeny[1], l'intensité absolue de l'effort qui influe sur la hauteur du saut, mais la quantité de mouvement, c'est-à-dire le produit des efforts par leur durée. » Ces auteurs ont mesuré au moyen d'un dynamographe, dont nous avons donné plus haut la description, l'intensité de la force à chaque instant et la durée totale de son action. Les courbes ci-dessous concernent deux sauts en hauteur exécutés sur le dynamographe.

Ils tirent de leurs expériences les conclusions suivantes :

« 1° Si les aires d'impulsion sont égales, quelles que soient les formes des courbes, le saut aura la même hauteur;

2° Pour des aires égales, celles-ci sont proportionnelles à la racine carrée de la hauteur du saut;

3° Pour des sauteurs différents, ou pour un homme chargé de poids additionnels, à égale hauteur de saut, les aires sont proportionnelles au poids total soulevé. »

1. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, 24 août 1885.

Sous quelque forme qu'il se présente, l'effort musculaire se traduit par un travail extérieur mesurable par la chronophotographie. A égalité de travail produit, les effets sont les mêmes quelle que soit la puissance, c'est-à-dire le travail dans l'unité de temps. La puissance vive emmagasinée dans la masse en mouvement au bout d'un temps quelconque (durée de l'impulsion) nous intéresse seule au point de vue purement mécanique. Mais au point de vue physiologique il est permis de se demander si la dépense énergétique sera la même dans les deux cas. Nous ne le croyons pas, et sans pouvoir en donner de preuve formelle, nous supposons que la dépense énergétique croît, non seulement avec l'intensité de l'effort, mais avec la durée de cet effort, ce qui semble indiquer qu'il doit exister un optimum, où une certaine puissance vive pourra être développée avec un minimum de dépense. Nous renvoyons à l'article **Muscle** pour ce qui concerne ce problème particulièrement intéressant de la physiologie du muscle.

En résumé, le saut est toujours le résultat d'un travail accumulé dans la masse du corps, sous forme de puissance vive. Un travail résistant, qui sera approximativement de même valeur, est nécessaire pour amortir la chute.

Il résulte de ces faits que le travail total dépensé dans un saut quelconque de trajectoire connue avec chute amortie sur les pieds sur un terrain ferme, est environ le double du travail qu'il faudrait déployer pour lancer, suivant la même trajectoire, un projectile du même poids que le sauteur.

LA LOCOMOTION CHEZ LES QUADRUPÈDES.

Les quadrupèdes comprennent la plupart des mammifères terrestres. Ils se divisent en un grand nombre d'espèces, de taille et de mœurs très différentes. Quoiqu'elles soient toutes construites suivant le même plan général, il y a cependant, pour les détails de leurs organes locomoteurs, de grosses différences, qui influent évidemment sur leur mode de locomotion. Les grands herbivores ont les pieds munis de sabots à surface relativement large, leur permettant de prendre un appui ferme sur le sol assez mou, où ils trouvent leur nourriture. Les carnassiers ont les pattes munies de griffes, qui leur permettent, non seulement de s'en servir pour déchirer leur proie ou se défendre, mais aussi de bondir sur cette proie en fixant leurs pattes dans le sol, comme des crampons.

Les animaux qui marchent sur le sable des déserts, comme le chameau, ont des pieds à surface très grande; ceux qui vivent dans les montagnes et broutent les végétaux poussant parmi les rochers, la chèvre par exemple, ont au contraire des extrémités très effilées, qui leur permettent de s'appuyer sans crainte sur une petite aspérité du roc.

Enfin les animaux rapides à la course ont également des membres très minces et allongés, les masses musculaires réunies à la base du membre, et communiquant, par de longs tendons, le mouvement aux articulations les plus éloignés. Quelques-uns, comme le lièvre qui avance par bonds successifs, ont les membres postérieurs beaucoup plus longs et plus développés que les membres antérieurs.

Il n'entre pas dans notre programme d'étudier une à une toutes les variétés de la locomotion quadrupède. Les documents manquent du reste, et il serait impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de classer ces variétés dans un ordre logique, permettant d'en saisir les nuances, et de dégager de l'ensemble une théorie générale de la locomotion quadrupède.

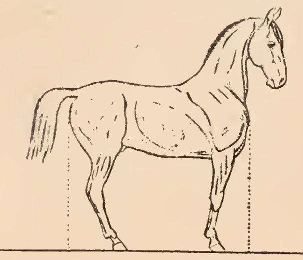
Nous sommes donc dans la nécessité de choisir un type connu en faisant remarquer, s'il y a lieu, les différences qui peuvent exister entre lui et d'autres animaux sur lesquels quelques documents peuvent exister.

Notre type sera le cheval, car il a donné lieu à un nombre incalculable d'ouvrages, et sa locomotion a été étudiée de très près, en raison de l'intérêt tout spécial que l'homme a toujours porté à cette question.

Jusqu'à Muybridge, et surtout jusqu'à Marey, l'observation directe avait été la seule méthode d'étude employée. Les opinions étaient fort différentes surtout pour les

caractéristiques des allures, jusqu'à ce que la chronophotographie soit venue trancher définitivement la question, et mettre les auteurs d'accord.

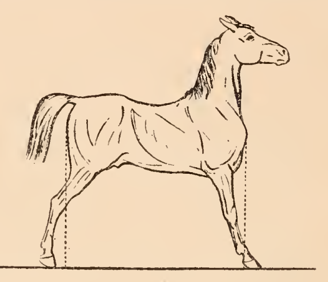
C'est donc surtout aux auteurs modernes que nous emprunterons les documents, pour ce qui va suivre, et ce seront surtout les travaux de Marey et le livre si documenté de Goubaux et Barrier[1] qui seront nos sources préférées.


Fig. 65. — Le rassembler.

Nous étudierons d'abord les conditions de la station chez le cheval, et ensuite ses diverses allures.

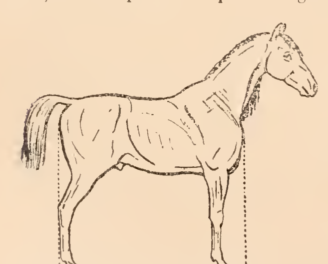
De la station chez le cheval. — La station est l'attitude de l'animal debout, immobile sur ses pieds.

Armand Goubaux et Gustave Barrier (1884) distinguent deux genres de stations : la station libre et la station forcée. Dans la station libre, ainsi que le nom l'indique, le cheval est abandonné à lui-même et prend l'attitude la moins fatigante pour lui. Il repose alors sur trois pieds seulement, les deux pieds antérieurs et un pied postérieur, le quatrième restant « demi-fléchi, porte simplement sur la pince et conserve cette situation jusqu'à ce que son congénère soit fatigué, et le remplace ensuite ». Dans la position de repos, le pied postérieur touche le sol un peu en avant de l'autre, et le point de contact est plus rapproché de l'axe longitudinal que pour son congénère.


Fig. 66. — Le camper.

Quand la station se prolonge, les membres antérieurs se soulagent également à tour de rôle, mais sur aucun d'eux l'appui n'est jamais nul, vu la nécessité de conserver trois points d'appui, au minimum, pour conserver l'équilibré. Cette station familière au cheval en liberté est moins intéressante au point de vue qui nous occupe que la « station forcée », ou station sur les quatre pieds à la fois, chacun de ceux-ci supportant la part de la masse de l'animal qui lui correspond.

Dans cette station, les quatre membres, formant les deux bipèdes antérieur et postérieur, sont disposés aux quatre angles d'un rectangle plus ou moins allongé selon leur position. A. Goubaux et G. Barrier distinguent :


Fig. 67. — Le placer.

Le *rassembler*, où les membres antérieurs et postérieurs sont ramenés vers le milieu de la base de sustentation; dans cette position vue de profil, l'axe longitudinal du corps de l'animal, les axes de ses membres antérieurs et postérieurs, et la ligne de terre forment un trapèze à petite base inférieure.

Le *camper*, où les membres au contraire s'éloignent et prennent leur point d'appui sur le sol, de telle sorte que la figure formée par les axes ci-dessus est un trapèze à grande base inférieure;

Le *placer*, où les axes directeurs des membres sont verticaux, de telle sorte que la figure qu'ils forment avec l'axe longitudinal du corps et avec la ligne de terre est à peu près un carré.

1. *De l'extérieur du cheval*, par A. Goubaux et G. Barrier (1889).

C'est ce dernier genre de station qui nous permettra d'apprécier les conditions d'équilibre de l'animal sur ses quatre membres.

Richard (du Cantal) (1847) compare les quatre membres du cheval à quatre colonnes verticales, « soumises aux lois des colonnes ordinaires, la verticalité, la direction perpendiculaire à la surface d'appui »[1]. Ainsi que l'a dit Giraud-Teulon[2] (1858), les membres antérieurs offrent bien à première vue l'aspect d'une colonne. En réalité, il n'en est pas ainsi, et le squelette de l'animal nous montre que ses membres sont composés d'une série d'articles inclinés les uns sur les autres et dont les axes longitudinaux, forment une ligne brisée en zigzag. Seule l'articulation cubito-carpienne fait exception à cette règle. Les muscles entrent nécessairement en jeu pour maintenir le poids de l'animal. Celui-ci n'est donc pas portés sur des colonnes rigides formées par le squelette, mais en réalité il est suspendu sur un système de ressorts formés par les muscles extenseurs. Ces muscles portent toute la charge. Cette disposition ne serait pas économique ni avantageuse à aucun point de vue si la station eût été le but à atteindre. Mais, ainsi que nous l'avons dit pour la ligne de gravité, chez l'homme, cette disposition est au contraire éminemment favorable à la locomotion de l'animal, en ce qu'elle évite les chocs, lesquels, vu la masse de l'animal, rendraient toute allure rapide absolument impossible.

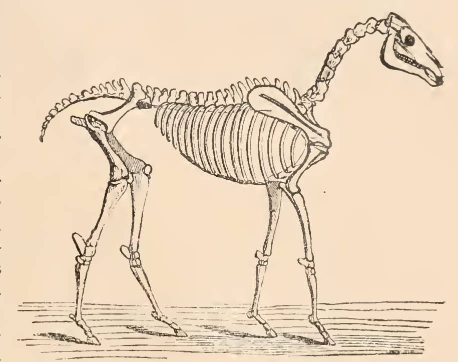


Fig. 68. — Squelette du cheval.

Les actions de la pesanteur s'exercent suivant quatre lignes verticales passant par les quatre points d'appui de l'animal. Le tronc étant le poids principal à supporter, dit Sanson[3] « il est de fait que les membres y suffiront d'une manière d'autant plus heureuse et plus en rapport avec la conservation de leur intégrité, que ce même poids agira toujours dans la station, suivant la direction normale de sa propre gravitation ; c'est-à-dire que la disposition des brisures qui se font remarquer dans la constitution des colonnes de soutien sera agencée de telle sorte que les diverses composantes se résoudront toutes en une résultante unique et invariablement parallèle à la direction du fil à plomb ».

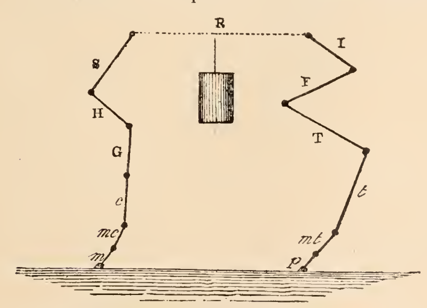


Fig. 69. — Centre de gravité du cheval. Schéma.

Il en sera ainsi quand la verticale, passant par le point d'appui sur le sol, passera aussi par le point d'appui du tronc sur le membre correspondant à l'autre extrémité de celui-ci, c'est-à-dire quand les aplombs seront *réguliers*, et que l'animal étant bien conformé, sera mis en « *placer* » parfait tel que le montre la figure 70.

Lignes d'aplomb sur le cheval. — *Les membres antérieurs* n'étant reliés au tronc que

1. *De la conformation du cheval*, Paris, 1847.
2. Giraud-Teulon, *Principes de Mécanique animale* (1858)
3. Sanson, *Nouveau Dictionnaire de Médecine, de chirurgie et d'hygiène.*

par de grandes masses musculaires, il est difficile de déterminer le point d'appui du tronc sur ces membres et de préciser la position de l'axe transversal autour duquel tourne le membre antérieur en fonction. Voici comment s'expriment à ce sujet A. Goubaux et G. Barrier, ainsi que le procédé plus ou moins empirique qu'ils emploient pour déterminer le point de soutènement :

«... Choisissons tel cheval que la pratique reconnaît partout comme ayant de beaux aplombs (fig. 70). En pareil cas, il est à supposer que l'extrémité inférieure de ses membres de devant sera située sur la verticale qui passe par le joint de suspension correspondant du corps. Par le milieu *b*, du pied antérieur, menons cette verticale. Nous voyons qu'elle rencontre le rayon scapulaire en un point, *a*, qui jouit de la remarquable propriété de se trouver en même temps sur l'horizontale *a-c*, laquelle passe pré-

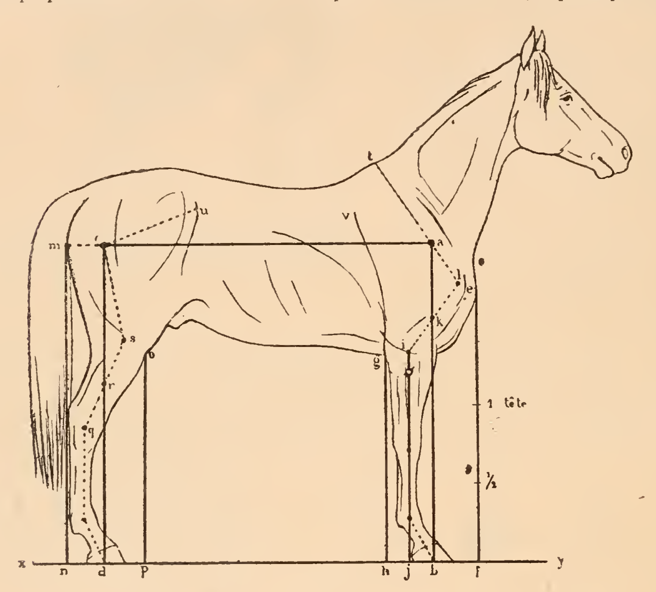


Fig. 70. — Les lignes d'aplomb sur le cheval vu de profil (A. Goubaux et G. Barrier).

cisément par l'articulation coxo-fémorale, centre de suspension indiscutable du tronc sur la colonne postérieure. Il est donc probable que le point *a*, dont la situation, relativement à l'épaule, varie selon le degré d'inclinaison de celle-ci, constitue l'attache vraie du membre antérieur. »

Après des considérations mathématiques que nous ne pouvons reproduire ici, ces mêmes auteurs posent les règles suivantes qui doivent caractériser de bons aplombs des membre antérieurs :

Cheval vu de profil (fig. 70).

1° *Une verticale*, ab *abaissée du milieu K du bras, doit passer, en haut, par le centre de suspension antérieur*, a, *couper, en bas, le milieu du sabot*, b, *et se trouver équidistante des verticales* ef gh, *partant de la pointe de l'épaule et du sommet du coude.*

2° *Une verticale* ij *abaissée de l'articulation du coude, doit partager également le genou, le canon et le boulet, et tomber un peu en arriere du talon.*

Cheval vu de face (fig. 71.)

Une verticale, abaissée de la pointe de l'épaule, doit partager le genou, le canon, le boulet et le pied en deux parties égales.

Les aplombs des membres postérieurs suivent les mêmes principes, avec cette différence que le centre de suspension du tronc est ici très facile à déterminer. Le bassin avec tous les muscles qui s'y attachent forme bloc avec le tronc, et repose sur les membres postérieurs avec lesquels il est directement articulé : ce sont donc évidemment les surfaces de contact des articulations coxo-fémorales qui constituent les points d'application de la charge.

Voici, toujours d'après Goubaux et Barrier, les règles générales qui caractérisent de bons aplombs des membres postérieurs.

Aplombs vus de profil :

Une verticale (*cd* fig. 70) menée par le milieu, *r*, de la jambe, doit passer, en haut, par le centre de suspension postérieur, *c* (artic. coxo-fémorale), couper, en bas, le milieu du sabot, *d*, et se trouver équidistante des verticales *op*, *mn*, partant de la rotule et de l'angle de la fesse, la dernière tangente à la pointe du jarret et au boulet.

Aplombs vus de derrière :

Une verticale abaissée de la pointe de la fesse (*c* ou *d* fig. 72) doit diviser également la partie inférieure du membre à compter de la pointe du jarret, et laisser entre les deux sabots un intervalle à peu près égal à la largeur du boulet.

En résumé, dans un placer correct d'un cheval bien conformé, la masse de l'animal se trouve portée par quatre colonnes élastiques, constituées de telle sorte que chacune d'elles prise à part forme un ensemble équilibré, c'est-à-dire dont le centre de gravité se trouve verticalement au-dessus du point d'appui. Les axes des divers segments du squelette de ces colonnes élastiques sont situés dans deux plans latéraux et verticaux déterminés par l'articulation coxo-fémorale et les points d'appui, antérieur et postérieur du côté correspondant. Le centre d'appui du tronc sur le membre antérieur se trouve dans ce plan à l'entre-croisement de la ligne verticale partant du pied antérieur correspondant avec la ligne horizontale partant de l'articulation coxo-fémorale du même côté.

La station nécessite une contraction constante de la plupart des extenseurs des membres antérieurs et postérieurs. Un appui constant sur les quatre membres serait très pénible, et abandonné à lui-même, l'animal prend toujours une attitude asymétrique qui lui permet de mettre au repos ses divers membres, les uns après les autres.

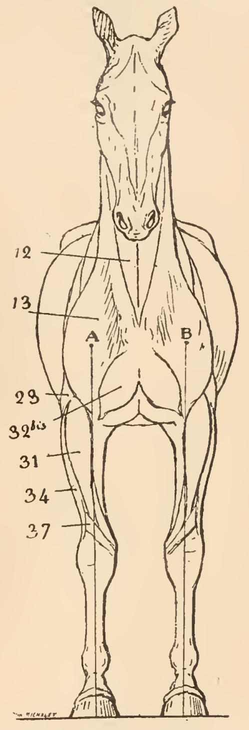


Fig. 71. — Les lignes d'aplomb sur le cheval vu de face (A. Goubaux et G. Barrier).

La locomotion proprement dite chez le cheval. — *Définitions.* On désigne sous le nom d'*allures* les divers modes de progression chez les quadrupèdes. On appelle : *foulées* les empreintes que laissent les pieds sur le sol; *battues* les bruits qui se produisent au moment des *foulées*; *pistes*, la succession des foulées.

La distance qui sépare deux foulées successives constitue un *pas*.

Le déplacement total du corps correspondant à un mouvement complet des quatre membres constitue le *pas complet*.

Quand le pied touche le sol, on dit qu'il est à l'*appui*; quand il est supporté en l'air, on dit qu'il est au *soutien*.

Des méthodes employées pour l'étude de la locomotion du cheval. — 1° *Observation directe.* — Avant Muybridge et Marey les méthodes employées étaient très rudimentaires. Sans vouloir diminuer en rien les mérites des auteurs qui les ont précédés, il es

exact de dire que nos connaissances ne reposaient alors sur aucune donnée réellement scientifique.

Les notions acquises reposaient uniquement sur la finesse des observateurs analysant directement par leurs sens les différents actes de la locomotion. On conçoit ce que de pareils moyens devaient enfanter d'erreurs. La notion du temps se bornait à observer le rythme des battues; celle des chemins parcourus à l'observation des pistes. Pour identifier les quatre foulées correspondant à un pas complet, les observateurs avaient imaginé de ferrer chacun des pieds du cheval, d'une manière particulière. Il était ainsi facile de mesurer l'étendue des pas et leurs rapports au point de vue des chemins parcourus.

Malgré ces moyens rudimentaires, les auteurs étaient arrivés à quelques notions exactes et à saisir les principaux caractères des diverses allures. Les artistes, de leur côté, avaient réussi à donner des représentation assez justes des attitudes particulières par les positions extrêmes des membres, où ceux-ci ont une faible vitesse.

Muybridge, en appliquant la photographie instantanée à l'étude des allures, et surtout Marey, en adaptant à cette étude la méthode graphique, et en créant la chronophotographie, dotèrent la science de puissants moyens d'observation, qui permirent de lever les doutes sur des points très controversés de la succession et du rythme des battues.

2° *Méthode graphique.* On sait que cette méthode comprend d'une façon générale tous les moyens et tous les appareils capables de situer dans le temps ou dans l'espace un phénomène ou une succession de phénomènes, soit que ceux-ci inscrivent d'eux-mêmes les caractéristiques que l'on cherche à saisir, soit que, artificiellement, on traduise en une série de points les résultats d'expériences exécutées dans des conditions déterminées parfaitement connues. La chronophotographie ne serait donc qu'une des branches de la méthode graphique. Nous renvoyons à l'article **Graphique** pour tout ce qui concerne les appareils classiques et la technique générale de cette méthode. Nous dirons seulement quelques mots sur la chronographie et particulièrement sur son adaptation à l'étude de la locomotion chez le cheval.

Chronographie. Voici comme Marey en expose le principe :

Fig. 72. — Aplombs vus de derrière (A. Goubaud et G. Barrier).

« Supposons qu'une horloge conduise d'un mouvement uniforme une bande de papier; une plume, fixée au-dessus de cette bande s'abaisse, et se relève tour à tour à des intervalles et pendant des durées variables; les contacts de cette plume avec le papier qui marche laisseront leur trace sous forme de traits, plus ou moins espacés et plus ou moins longs, qui en exprimeront la succession et la durée. Si ces traits sont équidistants, ils montreront que les contacts se sont produits à des intervalles de temps égaux. Enfin, si l'on veut mesurer la durée absolue des contacts et celle des intervalles qui les séparent, il faut connaître exactement la vitesse de la bande sur laquelle on inscrit : on en contrôle la marche en y imprimant les coups d'un balancier qui bat les secondes, ou bien, si le mouvement est très rapide, en traçant sur le papier les vibrations d'un diapason dont la période est connue. »

Le phénomène dont on veut énumérer la durée devra agir sur le style inscripteur. ce que l'on peut obtenir, soit par transmission par l'air, soit par transmission électrique. Les divers procédés employés par les expérimentateurs sont assez connus des

physiologistes pour que nous puissions nous dispenser d'en décrire le mécanisme (voy. **Graphique**).

On peut aussi disposer, en regard de la feuille de papier, des styles en nombre suffisant pour qu'on puisse, non seulement connaître individuellement la durée des diverses phases d'un seul phénomène, mais encore les rapports de ces phases et de ces phénomènes entre eux.

Dans la locomotion du cheval, si l'examen des pistes et le rythme des battues donnent une idée de la succession des mouvements et des espaces parcourus, ils ne sauraient donner aucune idée des durées de l'appui et du soutien des divers membres, et c'est ici que la chronographie devient l'instrument indispensable pour connaître l'ensemble du problème.

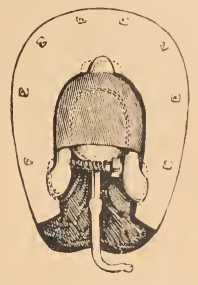


Fig. 73. — Explorateur des appuis des pieds du cheval sur le sol; un tube de transmission fait communiquer la chambre à air avec le tambour du chronographe (Marey).

Nous avons décrit plus haut la chaussure exploratrice que Marey et Demeny ont employée pour l'étude de la locomotion de l'homme; la même idée a été appliquée par Marey, quoique d'une façon un peu différente, à l'étude de la locomotion du cheval.

Sous les sabots du cheval, des boules de caoutchouc bourrées de crin sont maintenues par des crampons vissés dans l'ajusture des fers (fig. 73). Chacune de ces boules communique avec un long tube de caoutchouc relié par des bandes de flanelle aux membres du cheval; ces tubes se rendent à l'appareil inscripteur qui porte quatre styles traceurs et que le cavalier tient en main (fig. 74).

La pression des pieds sur le sol comprime les boules dont ils sont munis, et chasse dans les tambours inscripteurs l'air que ces boules contiennent. Tout se passe donc comme dans les expériences faites sur l'homme. Toutefois, en raison du plus grand nombre de styles qui tracent la succession des appuis, on a groupé ces quatre styles en deux séries : l'une qui trace les appuis des pieds droit et gauche d'avant, l'autre qui trace, au-dessous de la première, les appuis des pieds d'arrière. Dans ces deux séries, les pieds droits ont leur notation sous forme de lignes blanches, les gauches ont des notations teintées de hachures — (Marey, *le Mouvement*, p. 8).



Fig. 74. — Cheval au grand trot. Le point placé sur la notation correspond à l'attitude représentée.

La figure 75 montre les notations obtenues par ce moyen dans trois allures normales du cheval : l'amble, le pas et le trot. On voit, ainsi que plusieurs auteurs l'ont déjà remarqué, que l'on peut assimiler un quadrupède à deux bipèdes assemblés marchant l'un derrière l'autre. Cette assimilation rend beaucoup plus facile l'interprétation des

tracés et permet de voir plus nettement la coordination des mouvements caractéristiques des diverses allures. Plusieurs systèmes de notations des allures ont été imaginés par les divers auteurs. La méthode de Marey ayant prévalu, à cause de sa grande précision, nous ne citerons que pour mémoire :

1° *L'Échelle odochronométrique de Vincent et Goiffon* (fig. 76). C'est une portée musicale de quatre lignes horizontales A D B C, dans laquelle les membres à l'appui sont figurés en lignes pleines, les membres au soutien en lignes ponctuées. La figure ci-contre est la notation du pas.

Trois lignes verticales divisent l'échelle en quatre temps correspondant aux quatre battues, c'est-à-dire à un *pas complet*. Chaque membre reste deux temps à l'appui, deux temps au soutien, les battues se succédant dans l'ordre suivant : Antérieur droit, postérieur gauche, antérieur gauche, postérieur droit.

2° *Système de Lecoq* (fig. 77). Ce système ne peut donner qu'une notion incomplète des diverses phases d'un pas complet. Les appuis sont représentés en zéros pleins et les soutiens en zéros vides. Le nombre des colonnes verticales de chaque série est égal à celui des temps à enregistrer. La figure 77 représente la notation du pas ordinaire :

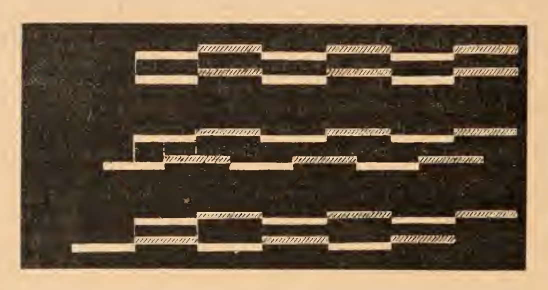


Fig. 75. — Trois notations des allures du cheval : amble, pas et trot.

la série gauche montre les appuis et les soutiens des membres gauches, la série droite ceux des membres droits. Les divers temps se succèdent de gauche à droite dans l'ordre indiqué.

Ainsi : 1er temps. — Les deux membres gauches sont à l'appui, les deux droits au soutien.

2e temps. — Le membre antérieur gauche à l'appui, le postérieur gauche au soutien tandis que le postérieur droit est à l'appui et l'antérieur au soutien. c'est-à-dire qu'il y a appui diagonal.

3e temps. — Les deux membres gauches sont au soutien; les deux droits à l'appui.

4e temps. — Le membre antérieur gauche est au soutien, le postérieur gauche à l'appui, l'antérieur droit à l'appui, le postérieur droit au soutien. Cette méthode très simple est incomplète parce qu'elle suppose des temps de longueur égale, ce qui n'est pas le cas dans le pas relevé, l'amble rompu, le trot décousu.

3e *Système de Lenoble du Teil.* — Le système de notation de Lenoble du Teil[1] donne à la fois la piste, la durée des appuis, les espaces parcourus, les positions respectives des membres. Voici comment l'auteur décrit lui-même sa méthode :

« Lorsqu'un cheval marche sur un terrain sablé il laisse les empreintes de ses pas, les empreintes sont tracées par les pieds en contact avec le sol à ces différentes places. Nous savons que le contact de chaque pied avec le sol dure pendant un certain intervalle de temps.

1. Lenoble du Teil distingue six périodes dans un pas : deux de soutien (le lever et le milieu du soutien; quatre d'appui (le poser, le commencement de l'appui, le milieu de l'appui, la fin de l'appui).

« Si nous supposons que, pendant le contact de l'un des pieds, le sol vient à glisser sous l'animal dans une direction perpendiculaire à celle de la marche, ce pied, au lieu de laisser simplement l'empreinte de son fer sur le sol, tracera une ligne d'autant plus longue que le contact aura duré davantage. La fin de cette ligne indiquera que le contact a cessé et que le pied s'est détaché du sol.

« Ce pied détaché du sol opérera maintenant sa translation, le terrain glissant toujours dans la même direction sous l'animal. Dès lors la projection sur le sol de chacun des points suivis en l'air par le pied, au lieu de tracer une ligne droite dirigée suivant le sens de la marche, tracera une ligne oblique qui s'arrêtera au point où l'animal posera de nouveau son pied.

« Là, une nouvelle ligne transversale représentera la durée du contact de ce pied avec le sol et ainsi de suite. Ainsi supposons (fig. 78) que les deux pieds du bipède antérieur aient laissé sur le sol les empreintes suivantes : D D′ pour le pied droit, G G′ pour le pied gauche. La ligne XY représente la direction de la marche, à l'instant où le pied G commence son contact, le sol glissant de droite à gauche, ce pied G tracera la ligne *pl*. Nous savons que pendant les périodes d'appui (1) (au nombre de quatre) d'un pied son congénère opère ses périodes de translation (au nombre de deux) ; le pied D devant aller se poser en D′. Mais le sol a glissé pendant cette translation ; le pied D ira se poser en P et il se posera à l'instant correspondant à la fin de l'appui de G (représenté par l'intervalle *f′ l′*).

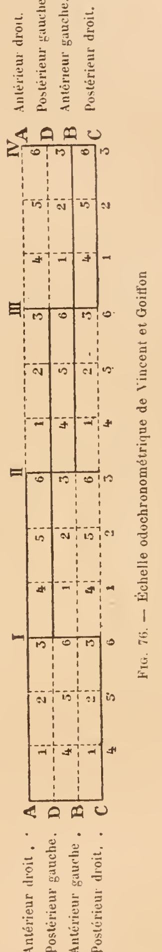


Fig. 76. — Échelle odochronométrique de Vincent et Goiffon.

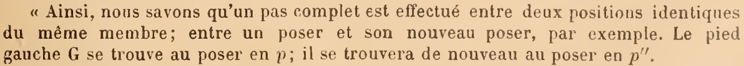
« Les périodes de contact de D avec le sol commenceront à ce moment en *p* et auront une durée de quatre périodes, comme G. Les périodes du contact se terminant en *l″*.

« Pendant ces périodes d'appui de D, G exécutera à partir du point 1, ses périodes de translation (au nombre de deux seulement), et se posera en *p″* instant correspondant à la fin de l'appui de D′ et ainsi de suite.

« Si maintenant nous traçons une ligne K L, perpendiculaire aux lignes d'appui, nous aurons les positions respectives des deux pieds aux endroits où cette ligne coupe les lignes représentant le contact ou la translation des pieds. Nous voyons que le pied droit est au commencement de l'appui en *c′*, et que le pied gauche commence sa translation en *l′*.

« D'après cela, si nous abaissons des perpendiculaires (Pl′ P′l″ etc.) sur les lignes de contact à chacune des périodes de ce contact, nous aurons en même temps les positions respectives des pieds à terre et des pieds en l'air à chacune des périodes. Nous pouvons donc représenter les pieds dans leurs positions respectives à chacune des périodes d'un pas, dans une série de colonnes placées à côté les unes des autres et dont chaque colonne sera consacrée à une période (fig. 78).

Fig. 77.
Système Lecoq.



« Ainsi, nous savons qu'un pas complet est effectué entre deux positions identiques du même membre ; entre un poser et son nouveau poser, par exemple. Le pied gauche G se trouve au poser en *p* ; il se trouvera de nouveau au poser en *p″*.

« Si, pour chacun des commencements de périodes indiqués par les perpendiculaires 1, 2, 3, 4, 5, 6 dans la figure 78, nous affectons une colonne particulière dans la fig. 78 *bis*,

nous aurons dans la première colonne de cette figure la disposition des pieds indiquée.

Fig. 78 (ligne 1). Le point *p* représente le pied gauche au poser.

Fig. 78 *bis* (colonne 1). L'empreinte *p* représente le pied gauche au poser.

Fig. 78 (ligne 1). Le point F représente le pied droit à la fin de l'appui.

Fig. 78 *bis* (colonne 1). L'empreinte F représente le pied droit à la fin de l'appui.

Fig. 78 (ligne 2). Le point *c* représente le pied gauche au commencement de l'appui.

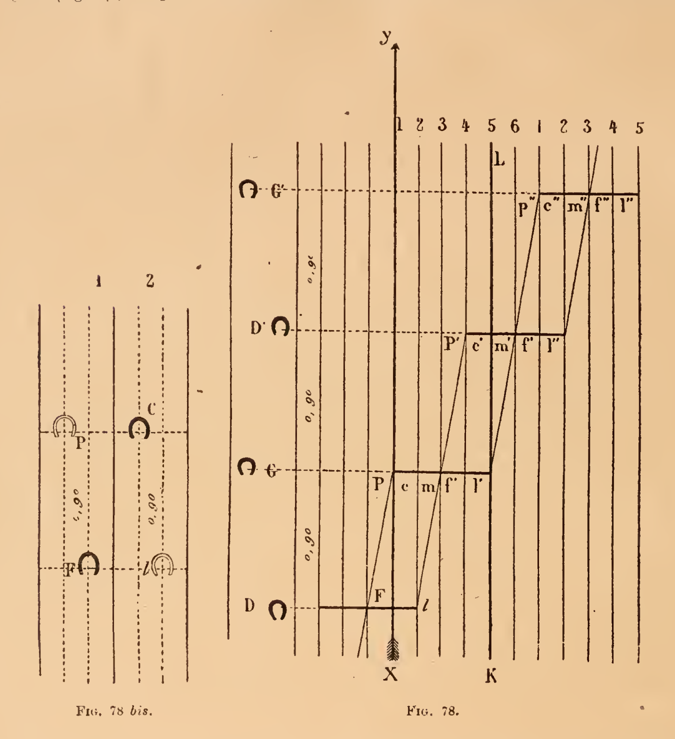


Fig. 78 *bis*. Fig. 78.

Fig. 78 *bis* (colonne 2). L'empreinte C représente le pied gauche au commencement de l'appui.

Fig. 78 (ligne 2). Le point *l* représente le pied droit au lever.

Fig. 78 *bis* (colonne 2). L'empreinte représente le pied droit au lever et ainsi de suite. Nous avons ainsi un plan de terre facile à lire et que nous construirions de même si nous avions fait une épure des quatre membres. »

Les plans de terre de Lenoble du Teil supposent la connaissance préalable des empreintes et du rythme des battues. Elles sont la représentation graphique de notions acquises. Malgré l'intérêt incontestable de cette méthode, on voit combien elle est inférieure à la méthode de Marey où la représentation graphique des allures se fait automatiquement par enregistrement direct.

3° *La chronophotographie.* — Dans le courant de l'année 1879, M. E.-L. Muybridge, de San Francisco, inaugura une méthode qui devait avec Marey acquérir son plein développement. Il prenait des séries de vues instantanées de chevaux aux diverses allures. Les détails de sa méthode sont décrits à l'article « **Graphique** ». Ces photographies permirent de se rendre compte des attitudes de l'animal aux divers instants de

sa locomotion, et constituèrent des documents précieux pour les artistes. Marey, en réunissant sur la même plaque ces attitudes, fit faire un grand pas à la méthode, non seulement en la simplifiant, mais encore en ce que l'épure du mouvement se trouvait pour ainsi dire construite par points. Les images étant séparées par des intervalles de temps égaux et connus, il était facile de suivre dans le temps et dans l'espace les divers points du mobile à étudier. La méthode permit également d'isoler les principaux points de l'animal en mouvement, ces points choisis traçant eux-mêmes sur la plaque sensible leur trajectoire.

Ainsi, pour l'étude du cheval, il prenait un cheval noir et fixait sur ses articulations de petits morceaux de papier blanc (fig. 79).

La chronophotographie de l'animal en mouvement donnait alors une série de trajectoires dont chacune correspondait à un point déterminé du squelette. Il suffisait de réunir par des traits les points correspondants de chaque trajectoire pour obtenir une épure complète du mouvement, avec l'indication des positions successives des divers fragments composant le squelette. Nous renvoyons à l'article **Graphique**, pour tout ce qui concerne les principes généraux et la technique de cette méthode.



Fig. 79. — Cheval préparé pour les expériences de chronophotographie géométrique (Marey). Les points blancs sont des points de repère dont on désire connaître la trajectoire.

Des allures. — Les écuyers divisent les allures en deux classes : les *allures naturelles* : pas, trot, galop, que le cheval prend d'instinct suivant la vitesse de sa progression, et les *allures acquises* : amble, pas relevé, galop de course, qui sont le résultat d'un dressage particulier. Il est cependant des chevaux qui prennent spontanément les allures dites acquises et, en particulier, l'amble et le pas relevé.

On dit que les allures sont *marchées* quand deux ou trois membres sont en contact simultané avec le sol (pas, pas relevé, amble); on les dit *sautées*, quand il y a un temps de suspension (trot, galop); *diagonales*, quand le mouvement des membres est associé diagonalement (pas, trot, galop); *latérales*, quand les membres du même côté se meuvent ensemble (amble, amble rompu).

Certaines allures sont en même temps : *marchées et diagonales* (pas, pas relevé); *marchées et latérales* (les ambles); *sautées et diagonales* (trot, galop).

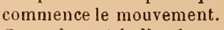
Cette division n'a du reste rien d'absolu, ainsi que le montre le tableau (fig. 80), on voit en effet que, si l'amble est une allure franchement latérale, l'amble rompu est une allure mixte offrant un temps d'appui diagonal. Il en est de même du pas relevé. Dans le trot ordinaire, l'appui est franchement diagonal; dans le trot décousu, il y a un temps d'appui latéral.

Nous adopterons cependant cette classification, et nous étudierons tour à tour ces trois classes en faisant remarquer que les deux premières classes (allures marchées diagonales et allures marchées latérales) sont caractérisées par un appui constant des pieds sur le sol : ce sont des *marches;* tandis que la troisième classe (allures sautées diagonales) se distingue par un temps de suspension plus ou moins long, où les quatre membres sont ensemble au soutien. Elle comprend toutes les courses.

Marches. — I. Allures marchées diagonales. — *a) Du pas.* — Le pas est une allure

« dans laquelle les quatre membres, associés par paires diagonales, se lèvent et se posent isolément, en faisant entendre quatre battues à peu près également espacées ».

Dugès [1] dit que « les quatre jambes du cheval peuvent être représentées à l'esprit comme deux paires latérales agissant l'une après l'autre et dans chacune desquelles le mouvement du membre antérieur est toujours immédiatement précédé de celui du membre postérieur ».

Les battues ont toujours lieu dans le même ordre, quel que soit le pied qui  commence le mouvement. Cet ordre est indiqué par la figure 81; (lire cette figure dans le sens des aiguilles d'une montre).

Notation du pas ordinaire. — Les battues des divers pieds du cheval se succèdent à intervalles réguliers, ainsi que le montre la figure 82. Les tracés en traits pleins correspondent au bipède latéral droit; les tracés en traits pointillés au bipède latéral gauche. On peut voir que la durée des appuis est à peu près égale à la durée des soutiens et que la durée des appuis du bipède diagonal est égale à celle du bipède latéral. Mais il n'en est pas toujours ainsi, et la durée respective des appuis des deux bipèdes peut varier. Ainsi la notation représentée dans la figure 82 se rapporte à un cheval qui restait plus longtemps sur ses appuis latéraux que sur les diagonaux. D'autres chevaux présentent une notation inverse. Il est également nécessaire de tenir compte de la rapidité de l'allure, ainsi que le montre la figure qui représente la transition du pas au trot. On voit qu'au moment où l'allure s'accélère le cheval reste plus longtemps sur ses appuis diagonaux que sur ses appuis latéraux.



Fig. 80. — Notations synoptiques des allures du cheval d'après les auteurs. 1, amble pour tous les auteurs ; 2, amble rompu, d'après Merche, pas relevé d'après Bouley ; 3, pas ordinaire du *cheval d'allure*, d'après Mazure, amble rompu d'après Bouley, traquenard d'après Lecocq ; 5, pas normal d'après Lecocq ; 5, pas normal d'après Bouley, Vincent et Goiffon, Solleysel, Colin ; 6, pas normal, d'après Raabe : 7, trot décousu ; 8, trot ordinaire. (Dans la figure, on suppose que l'animal trotte sans quitter jamais le sol, ce qui n'arrive que rarement. La notation ne rend compte que du rythme des battues.)

La notation classique du pas ordinaire indique donc une moyenne, mais non un rapport constant des appuis entre eux.

Quand l'animal repose sur un bipède latéral, les membres du bipède opposé sont très rapprochés (fig. 83); quand il repose sur le bipède diagonal, les membres du bipède au soutien sont très éloignés, le pied antérieur étant au poser au moment où le postérieur est au lever.

1. Dugès, *Traité de Physiologie comparée*, II, 170.

La base latérale d'appui est, d'après LENOBLE DU TEIL, d'environ la moitié de la base diagonale d'appui.

Variétés du pas. — La longueur des pas étant donnée par la distance entre deux foulées successives d'un même pied, l'examen des pistes nous donne à ce sujet des renseignements intéressants. Il est évident que la rapidité de l'allure, qui, nous l'avons vu, a déjà une certaine influence sur la durée des appuis latéraux et diagonaux, influe également sur la longueur des pas. Aussi les auteurs ont-ils été amenés à distinguer trois genres de pas :

1° Le pas ralenti, raccourci ou petit pas, « dans lequel les foulées postérieures restent toujours en arrière des antérieures » ;

2° Le pas ordinaire dans lequel les foulées antérieures se superposent aux antérieures.

3° Le pas allongé ou grand-pas, dans lequel les foulées antérieures se placent toujours en avant des antérieures.



FIG. 81. — Ordre des battues des pieds du cheval dans le pas. Lire la figure dans le sens des aiguilles d'une montre. La succession des quatre battues constitue un pas complet.

Longueur du pas et vitesse de l'allure. — D'après VINCENT et GOIFFON, la *longueur moyenne du pas* serait égale à la taille de l'animal, mesurée au garrot. RAABE l'estime à la longueur de la base de sustentation, multipliée par 1,5; VOLLON et LENOBLE DU TEIL à 1^{m},80 pour un cheval de 1^{m},60 de taille; DUHOUSSET à la longueur du corps, mesurée de la pointe du bras à celle de la fesse.

G. COLIN, moins absolu, estime que la longueur du pas pour un même individu oscille autour d'une moyenne variant avec l'animal et la vitesse de son allure. Cette longueur

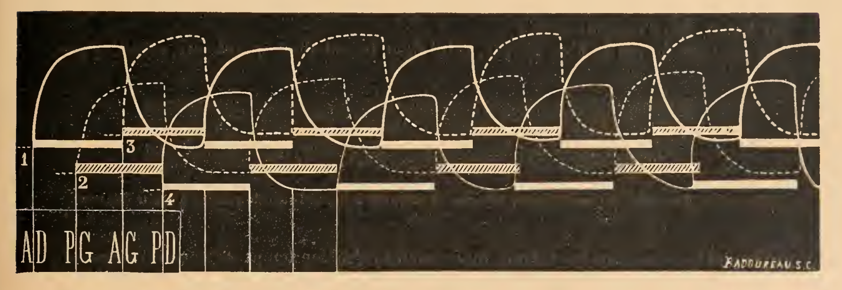


FIG. 82. — Tracé et notations du pas avec égalité des appuis latéraux et diagonaux : AD, pied antérieur droit; PG, pied postérieur gauche; AG, pied antérieur gauche ; PD, pied postérieur gauche. Les courbes des appuis et soutiens du bipède latéral droit sont des traits pleins; celles du bipède latéral gauche, en traits pointillés (MAREY).

peut varier de 33 centimètres environ pour des chevaux de 1^{m},55 de taille et 1^{m},20 de base de sustentation.

La *vitesse* absolue de progression est aussi difficile à apprécier que la longueur du pas. Cette vitesse oscille suivant les divers auteurs entre 6,000 et 6,720 mètres à l'heure.

Réactions. — D'après MAREY, les réactions pendant le pas sont généralement faibles. « Nous avons constaté, dit-il, qu'en général les réactions de l'avant-main sont seules un peu fortes; il semble, à voir l'extrême faiblesse des mouvements de la croupe, que l'action des membres postérieurs consiste principalement en un effet de propulsion en avant, avec très peu d'impulsion du corps dans le sens vertical. Cela s'accorde

avec la théorie assez généralement admise, par laquelle es membres antérieurs n'auraient guère, à l'état normal, que le rôle de supports alternatifs de l'avant-main, tandis qu'aux membres postérieurs appartiendrait l'action propulsive et l'effort de traction développé par l'animal. »

Déplacement du centre de gravité. — De l'absence presque complète de réactions verticales chez le cheval dans le pas, il suit que les déplacements du centre de gravité sont également minimes dans le sens vertical. Quant aux déplacements horizontaux, ils ont nécessairement pour limites extrêmes les lignes des appuis latéraux, et comme entre deux appuis latéraux, existe toujours un appui diagonal de durée plus ou moins longue, il s'ensuit que les oscillations latérales du centre de gravité seront d'autant plus prononcées qu'il y aura plus de prédominance des appuis latéraux sur les appuis

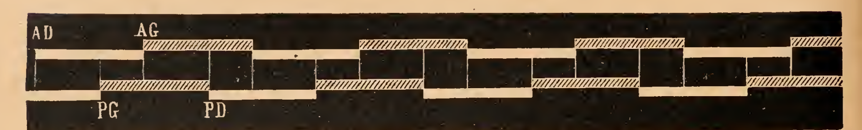


Fig. 83. — Notation du pas avec prédominance des appuis latéraux (Marey).

diagonaux. Elles seront maxima dans l'amble où il n'y a pas d'appuis diagonaux.

De l'amble. — « L'amble est une allure naturelle ou acquise dans laquelle les deux membres de chaque bipède latéral se lèvent et viennent à l'appui simultanément. »

C'est donc un genre de pas dans lequel l'appui diagonal est réduit à zéro.

Le nombre des battues se réduit à deux en raison du synchronisme et de la symétrie des mouvements des bipèdes antérieur et postérieur. Lecoq compare la succession des mouvements qui constituent l'amble à l'ensemble des mouvements de deux hommes, marchant au pas l'un derrière l'autre à une certaine distance. Cette idée a été reprise par Marey, qui s'exprime ainsi :

« Prenons le cas le plus simple, celui dans lequel deux marcheurs, allant au pas,

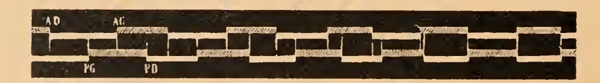


Fig. 84. — Transition du pas au trot ; notation chronographique, se lisant de gauche à droite (Marey).

exécutent tous les deux les mêmes mouvements en même temps. Si nous représentons, avec la notation ci-dessus employée, les mouvements de ces deux hommes, en plaçant en haut la notation qui appartient au marcheur d'avant, et en bas celle du marcheur d'arrière, on aura la figure suivante :

« Les battues du pied droit et celles du pied gauche étant exécutées en même temps par le marcheur d'avant et par celui d'arrière, doivent se traduire par des signes semblables exactement superposés. »

Mais si dans l'amble les battues sont seulement au nombre de deux, par pas complet, les pieds présentent quatre foulées distinctes.

Les empreintes des pieds postérieurs sont situées très en avant de celles des pieds antérieurs du pas précédent, car l'espace embrassé par les pieds, dans cette allure, est très grand et est égal aux quatre tiers environ de la longueur de la base latérale de sustentation.

L'impulsion n'est pas continue dans cette allure. Elle est, dit Colin, donnée en deux demi-temps séparés, dans la seconde moitié de l'appui du membre postérieur qui passe de la verticale à l'obliquité en arrière. Le membre antérieur du même côté, qui est à l'appui, la reçoit directement. C'est à la fin de cette période que le corps est

jeté sur l'autre bipède latéral. Il y demeure un autre demi-temps avant de recevoir la nouvelle impulsion du second membre postérieur. »

Mouvements du centre de gravité. — Le centre de gravité se porte alternativement

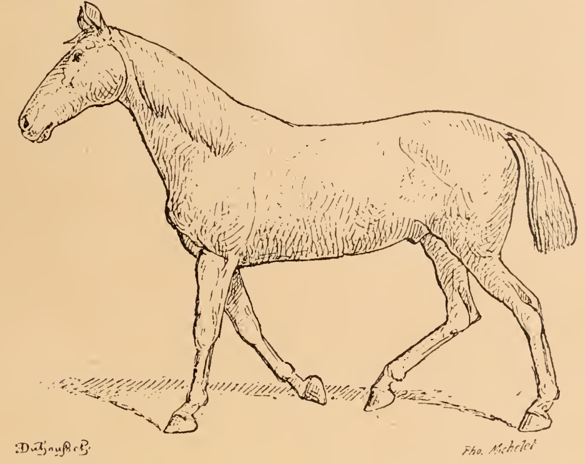


Fig. 85. — Le pas. Appui latéral gauche (A. Goubaud et G. Barrier).

sur l'un et l'autre bipède latéral. Il décrit donc dans le sens latéral une sorte de sinusoïde analogue à celle que nous avons déjà décrite pour la marche de l'homme. Dans

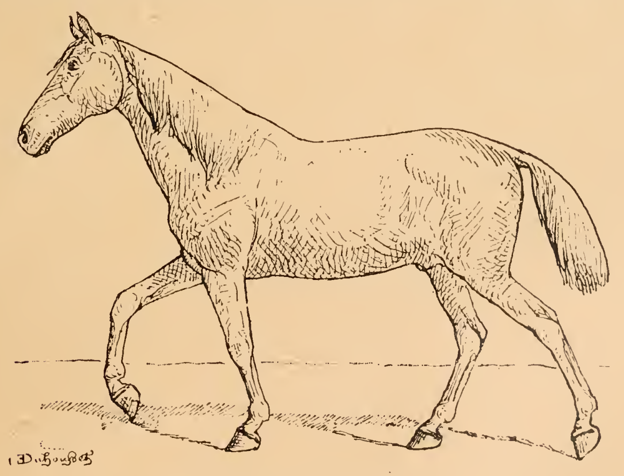


Fig. 86. — Le pas. Appui diagonal gauche (A. Goubaud et G. Barrier).

le sens vertical les réactions sont très faibles. Dans le sens antéro-postérieur, son déplacement est tour à tour accéléré et ralenti en raison des intermittences dans l'impulsion.

Vitesse de l'allure. — D'après LENOBLE DU TEIL, la vitesse moyenne est de 2m,40 par seconde, soit 6,640 mètres à l'heure. Mais la vitesse varie beaucoup avec la conformation et l'énergie des animaux. Ainsi, A. GOUBAUX et G. BARRIER citent le cas d'une jument dite l'Américaine, qui avait lutté avantageusement, à plusieurs reprises, sur le trajet Paris-Fontainebleau avec des chevaux anglais allant au galop.

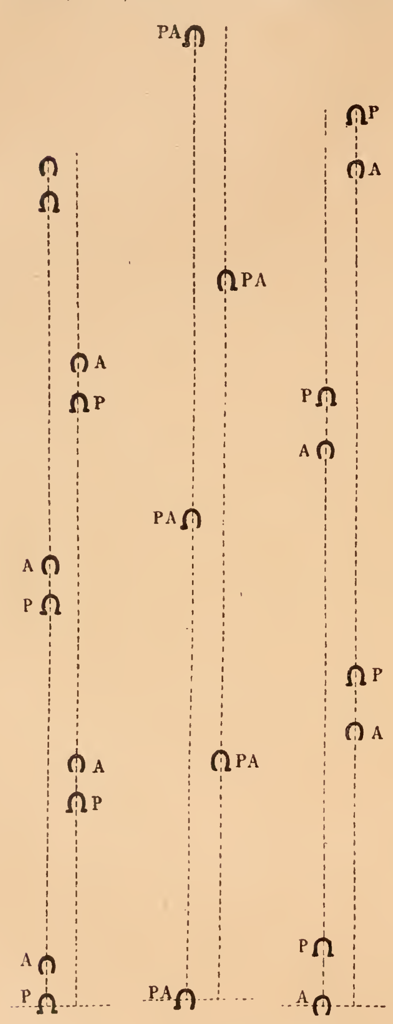


FIG. 87. — Piste du *pas raccourci*, FIG. 88. — Piste du *pas ordinaire*, FIG. 89. — Piste du *pas allongé*, d'après LENOBLE DU TEIL.

Amble rompu de Marche ou pas rompu de LENOBLE DU TEIL; *pas relevé de* BOULEY. — Ces allures se distinguent de l'amble ordinaire en ce que les battues latérales ont lieu successivement et non simultanément, mais l'intervalle qui sépare les deux battues est très court. Elles se rapprochent ainsi du pas ordinaire, car nous voyons apparaître un appui diagonal qui est d'autant plus long que l'intervalle de temps qui sépare ces deux battues est plus long.

Traquenard. — Pour un certain nombre d'auteurs (DE LA GUÉRINIÈRE, LAFOSSE, CARDINI, LECOQ, H. BOULEY, DE CURNIEU, DE SAINT-ANGE, EUG. GAYOT), le traquenard est un amble rompu dans lequel les battues latérales sont séparées par un intervalle de temps plus grand que dans l'amble rompu ci-dessus décrit. — Pour d'autres auteurs (VALLON, MERCHE, GOUBAUX et BARRIER, c'est un trot décousu ou rompu.

On voit d'après la figure 80 que les notations du traquenard considéré comme amble rompu et du trot décousu ou rompu diffèrent essentiellement : l'amble rompu étant une allure marchée, et le trot décousu une allure sautée. C'est donc surtout une question de définition qui sépare les auteurs.

Courses. — Allures sautées diagonales. — *Du trot.* « Tous les auteurs, dit MAREY[1], s'accordent pour choisir, comme type du trot franc, l'allure où les quatre pieds ne font entendre que deux battues, et où le sol est frappé tour à tour par les deux bipèdes diagonaux. On admet aussi que le trot est une allure *loin de terre*, et que, dans l'intervalle de deux battues successives, l'animal est un instant suspendu au-dessus du sol. »

Le trot franc ainsi défini se distingue de toutes les autres allures du cheval d'une

1. *C. R. Académie des sciences*, 4 novembre 1872. *Des allures du cheval étudiées par la méthode graphique.*

façon nettement tranchée tant par les réactions verticales que les membres impriment au corps de l'animal tout entier que par le rythme des battues et la durée des appuis. La figure 94 met en évidence ces points caractéristiques.

« Analysons, dit Marey, les détails de ces courbes. En haut sont les réactions prises au garrot pour l'avant-main, ce qui donne la ligne R A (réactions antérieures) et à la croupe pour l'arrière-main, ce qui donne la ligne R P (réactions postérieures). Au-dessous se trouvent les courbes des appuis des quatre pieds; elles sont échelonnées sur deux niveaux différents : en haut sont les courbes des membres antérieurs, en bas celles

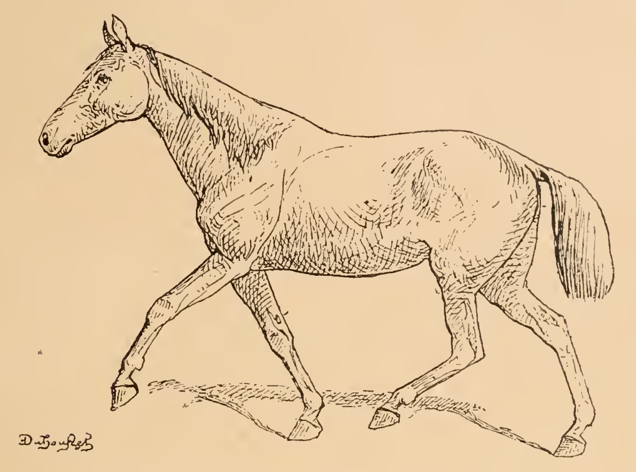


Fig. 90. — L'*amble*, appui latéral droit (A. Goubaud et G. Barrier).

des membres postérieurs. Dans chacune de ces séries, les courbes du pied gauche sont formées de lignes ponctuées; celles du pied droit sont des traits pleins. (Ponctuées ou pleines, ces lignes ont été faites plus épaisses pour les membres d'avant que pour ceux d'arrière.) Le moment où chaque courbe s'élève exprime le commencement de l'appui du pied sur le sol. Le moment où la courbe redescend signale le levé du pied. On voit,

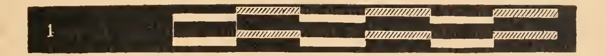


Fig. 91. — Notation de l'allure de l'amble chez le cheval (Marey).

d'après ces tracés, que les pieds A G et P D, antérieur gauche et postérieur droit, frappent le sol en même temps.

L'abaissement simultané des courbes de ces deux pieds montre que leurs levers se font aussi d'une manière simultanée.

Au-dessous de ces courbes est la notation qui exprime la durée de l'appui du bipède diagonal gauche[1].

La seconde battue est fournie par les pieds A D et P G ; bipède diagonal droit; et ainsi de suite, sur toute la longueur du tracé.

Le trot dans sa forme normale et naturelle est dans une allure sautée, diagonale, en deux temps.

1. Nous rappelons qu'on désigne chaque bipède diagonal d'après le pied antérieur qui en fait partie.

La durée de la période de suspension qui caractérise toute allure sautée a été diversement appréciée par les auteurs. Pour Bouley, elle est très courte par rapport à la durée de l'appui; pour Raabe elle est au contraire très longue, et la durée de l'appui très courte. Ce désaccord tient sans doute, en premier lieu, à l'insuffisance des méthodes d'étude de ces auteurs, et, en second lieu, à ce qu'il existe plusieurs variétés de trot qui diffèrent surtout l'une de l'autre par la vitesse de progression, vitesse qui entraîne des changements dans la durée des appuis et des suspensions. Ces variétés sont, d'après A. Goubaux et J. Barrier :

1° Le *petit trot* ou *trot raccourci*, allure lente dans laquelle « la masse est toujours supportée par un bipède diagonal ». La durée de la suspension est réduite au minimum sans appui simultané des bipèdes diagonaux. « L'espace couvert dans un pas complet est peu considérable, car le corps n'est déplacé en avant que de la moitié de la longueur de la base de sustentation. »

La piste de cette allure montre en effet que le pas est très court et que les pieds postérieurs se posent en arrière de la foulée du pied antérieur (n° 1 de la fig. 95).[1]

2° Le *trot ordinaire* dans lequel il y a un temps de suspension appréciable, rendu absolument nécessaire par ce fait que les pieds postérieurs marquent leurs empreintes aux mêmes points que les pieds antérieurs, ainsi que le montre la pose (n° 2 de la fig. 95). Il y a donc nécessairement dans l'exécution d'un pas complet deux temps de suspension dont chacun correspond à la détente de chacun des bipèdes et la suit immédiatement.

3° Le grand trot ou trot allongé où la durée de la suspension est encore plus grande que dans le précédent, les foulées des pieds postérieurs venant se produire en avant des foulées des antérieurs (n° 3 de la fig. 95).

4° Le flying-trot des Anglais ou trot de course, dans lequel les pas sont très allongés, les foulées par conséquent très éloignées et la durée des appuis très courte (n° 4 de la fig. 95).

Ce sont là les quatre variétés du trot franc ne se différenciant l'une de l'autre que par la vitesse de progression, les durées des appuis et des suspensions.

Elles sont, en ce qui concerne leurs caractères généraux, absolument identiques.

Mais, dit Marey[1], « il est un grand nombre de cas où l'allure est dite décousue, et dans lesquels l'oreille constate un dédoublement des battues, sans qu'on puisse toujours discerner quel est le pied de chaque bipède diagonal qui prend terre le premier ».

« Le trot décousu s'est rencontré dans plusieurs de mes expériences. Tantôt cette allure était soutenue, et alors le défaut de synchronisme portait, soit sur les battues des deux bipèdes diagonaux, soit sur un bipède seulement; tantôt, au contraire, le trot n'était décousu que pendant un instant, au moment du passage d'une allure à une autre. Dans tous les cas que j'ai observés jusqu'ici, le défaut de synchronisme tenait à ce que le membre postérieur était en retard sur l'antérieur qui lui correspond en diagonale.

« La fig. 92 représente la notation d'un trot décousu dans lequel les battues diagonales sont assez éloignées l'une de l'autre », ainsi que le montre l'obliquité de la ligne ponctuée qui réunit entre elles les battues des bipèdes diagonaux.

Fig. 92. Piste de l'amble, d'après Lenoble du Teil.

Il existe également des allures de transition ou de passage d'une allure à une autre, par exemple du trot au pas (fig. 97), du trot au galop (fig. 98).

Dans la fig. 97, exprimant la transition du trot franc au pas, la ligne ponctuée qui réunit les appuis du bipède diagonal s'incline de plus en plus; le trot devient de plus en plus décousu, la durée des suspensions diminue progressi-

1. Marey. *Des allures du cheval par la méthode graphique* (*C. R. Acad. Sciences*), 4 nov. 1872.

vement et l'on voit apparaître un appui latéral de plus en plus accentué jusqu'à ce que les dernières battues présentent quatre temps égaux : c'est alors le pas ordinaire.

« La fig. 98 est la notation du passage du trot au galop. On voit, dès le début de la figure, que le trot est un peu décousu; la ligne ponctuée, qui réunit les battues diagonales gauches A G, P D, est déjà un peu oblique et accuse un léger retard du pied postérieur. Cette obliquité va toujours en augmentant, mais pour le bipède diagonal gauche selement; le bipède diagonal droit A D, P G, reste uni, même après l'établissement du



Fig. 93. — Notation du *trot décousu* (A. Goubaux et G. Barrier).

galop. La transition du trop au galop se fait non seulement par le retard du pied postérieur, mais par l'avance du pied antérieur, de sorte que les deux battues diagonales, qui dans le trot étaient synchrones, laissent entre elles le plus grand intervalle, celui qui, dans le galop de chasse, constitue le grand silence.

Longueur du pas dans le trot. — Ce que nous venons de dire prouve surabondamment combien il est difficile de formuler quelque indication précise sur la longueur du pas. Colin[1] a fait une série d'expériences sur ce point, mais n'a donné aucun renseignement sur les qualités physiques et les proportions des sujets qu'il y avait employés.

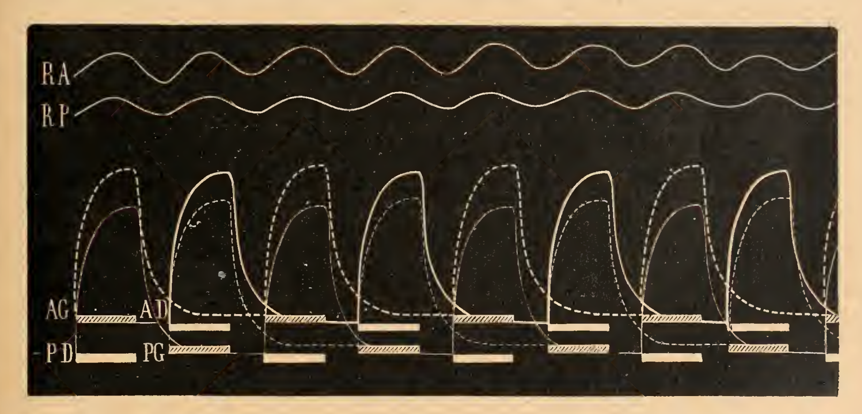


Fig. 94. — Graphiques et notation du trot d'un cheval : RA, réactions de l'avant-main ; RP, réaction de l'arrière-main ; AG et AD, courbes et notations des membres antérieurs ; PD et PG, courbes et notation des membres postérieurs (Marey).

A. Goubaux et G. Barrier[2] examinant les résultats obtenus par Colin se sont posé la question suivante : « Y a-t-il un rapport simple et constant, d'une part, entre la taille du cheval et la longueur de ses pas de trot, et d'autre part, entre la base de sustentation primitive et cette même longueur de pas? En d'autres termes, le cheval le plus

1. Colin, *Traité de Physiologie comparée des animaux*. 2e édition, 1872.
2. A. Goubaux et G. Barrier, *De l'extérieur du cheval*, p. 588.

élevé au garrot ou celui dont la base de sustentation a le plus d'étendue, est-il celui qui fait les pas les plus longs? » Pour répondre à cette question, ces deux auteurs ont construit, avec les documents de Colin, le tableau suivant :

LONGUEUR des pas	TAILLE	RAPPORT entre la longueur des pas et la taille	LONGUEUR des pas	LONGUEUR de la base de sustentation	RAPPORT entre la longueur des pas et celle de la base
		Premier cheval			
maxima 2m85		1.863	maxima 2m85		2.159
minima 2m13	1m53	1.392	minima 2m13	1m32	1.613
moyenne 2m58		1.687	moyenne 2m58		1.956
		Deuxième cheval			
maxima 2m92		1.813	maxima 2m92		2.253
minima 2m50	1m61	1.552	minima 2m50	1m30	1.923
moyenne 2m80		1.800	moyenne 2m80		2.154
		Troisième cheval			
maxima 2m94		1.896	maxima 2m94		2.600
minima 2m53	1m55	1.632	minima 2m53	1m13	2.238
moyenne 2m69		1.735	moyenne 2m69		2.373

Ils en tirent ces conclusions :

« *En ce qui concerne la taille.*

Les trois chevaux se classent ainsi :

1° Celui de taille moyenne (1m,55);

2° Le plus petit (1m,53);

3° Enfin le plus grand (1m,61).

« *En ce qui concerne l'étendue de la base de sustentation primitive.*

Le classement n'est plus le même que le précédent, car :

Le premier devient le troisième (1m,13);

Le deuxième reste le deuxième (1m,30);

Enfin le troisième devient le premier (1m,32).

« Il suivrait de cela que les chevaux les plus grands effectueraient les pas les plus courts et que ceux dont la base de sustentation est la plus étendue devraient être de même capables des pas les plus longs! Le bon sens se refuse à conclure de la sorte. Le problème est tellement complexe, par suite des nombreuses données qu'il comporte, que sa solution est nécessairement faussée, si on l'établit d'après quelques observations seulement et sans tenir compte de tous les éléments susceptibles de l'influencer.

« En définitive, la grandeur de l'espace embrassé à chaque pas par le jeu des membres est liée surtout à la longueur des colonnes locomotrices, au degré d'ouverture et du mode d'action des angles articulaires, à l'étendue de la contraction musculaire, à de justes rapports entre la hauteur du corps, son ampleur et sa largeur, au développement particulier de certaines régions, etc., etc. »

A. Goubaux et G. Barrier ont étudié ces questions dans leur livre « de l'Extérieur

du cheval » si remarquable et si documenté. Nous nous permettons d'y renvoyer le lecteur. Nous dirons seulement ici que ces deux savants auteurs donnent comme longueur moyenne d'un pas de trot ordinaire $2^{m},40$ pour un cheval de $1^{m},60$ de taille.

Vitesse du trot. — La valeur du trot est d'environ 240 mètres par minute. Mais ce chiffre est loin d'être absolu. Si l'influence de la taille est minime, l'entraînement a, par contre, une influence prépondérante.

Le tableau ci-après, emprunté à A. Goubaux et G. Barrier donnera une idée des variations de vitesse par seconde et des espaces qu'un cheval peut parcourir sans arrêt. On y verra que les chevaux très rapides couvrent des espaces généralement moindres, sans doute parce que les allures vives occasionnent à l'animal un surcroît de dépense d'énergie tel qu'il est rapidement épuisé.

Du galop. — Lenoble du Teil définit le galop « une allure à trois temps dans laquelle les pieds se posent à terre successivement, un pied postérieur le premier. Le poser de celui-ci est suivi du poser du bipède diagonal dont il ne fait pas partie et enfin le poser du pied antérieur opposé en diagonale à celui qui s'est posé le premier s'effectue en dernier lieu ».

Pour A. Goubaux et G. Barrier « le galop est une allure sautée, rapide, en trois temps dans laquelle les battues simultanées d'un bipède diagonal s'opèrent entre les battues successives du bipède diagonal opposé, lequel entame le pas par le membre postérieur correspondant ».

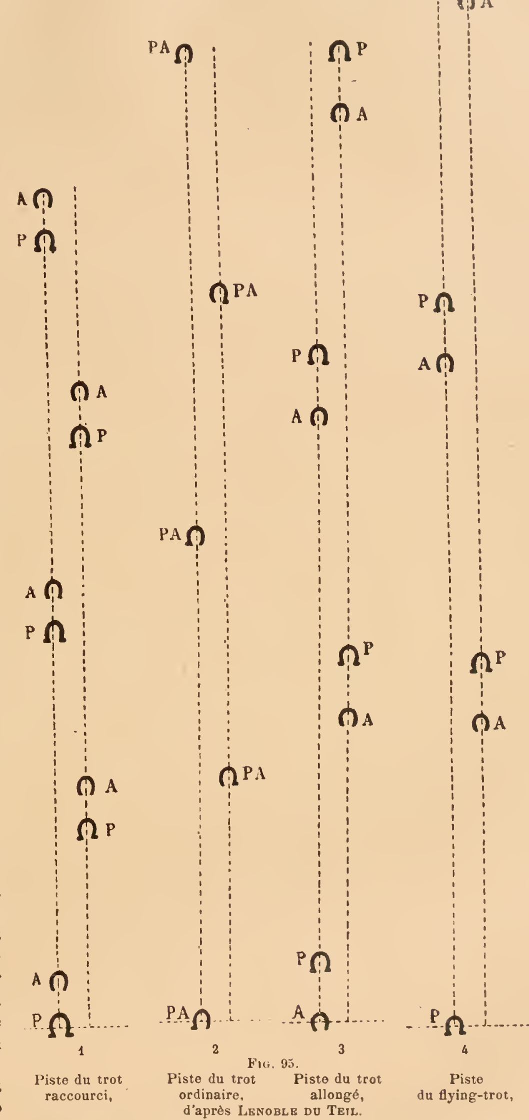


Fig. 95.
1. Piste du trot raccourci, 2. Piste du trot ordinaire, 3. Piste du trot allongé, 4. Piste du flying-trot, d'après Lenoble du Teil.

Ces deux définitions s'équivalent.

Marey désigne sous le nom de galop « plusieurs allures différentes dont le caractère commun est de faire entendre des battues irrégulières à retours périodiques ». Nous adopterons cette dernière définition, qui est la plus générale.

Numéros d'ordre	Noms	Sexes	Races	Modes de transport	Espaces parcourus	Temps mis à les parcourir	Vitesses moyennes par seconde	Observations
1	»	jum.	angl.	»	160^{k}930	12^h	3^{m}725	
2	Verny	chev.	russe	attelé	128,000	9^h 5^m	3,914	A M. Popoff.
3	Betty-Bloss	jum.	angl	»	24,139	1^h 0^m	6,705	Elle portait 88^{k}886.
4	Spider	d°	d°	»	38,623	1^{h}30^m	7,152	
5	»	d°	d°	attelée	25,746	58^{m}00^s	7,398	Elle portait 25^{k}746.
6	Pheñonena	d°	d°	montée	27,358	53^{m}00^s	8,600	Elle portait 34^{k}745.
7	Verny	chev.	russe	attelé	4,800	8^{m}36^s	9,302	A M. Popoff.
8	Slava	jum.	d°	»	4,800	8 ″ 9^{s}1/4	9,812	
9	Volchebwitza	d°	d°	»	3,200	5^{m}25^s	9,846	
10	D°	d°	d°	»	4,800	8^m 5^s	9,896	
11	Polkantchik	chev.	d°	attelé	4,838	8^m 7^s	9,934	23 kilogr. sous la sellette.
12	Loubezny	d°	d°	»	6,000	10^m 1^s	9,983	
13	Polkantchik	d°	d°	attelé	5,000	8^{m}20^s	10,000	14 kilogr. sous la sellette.
14	Mashisty	d°	d°	»	4,267	7^m 6^s	10,016	
15	Slava	jum.	d°	»	3,200	5^{m}19^{s}1/4	10,031	
16	Mashisty	chev.	d°	»	3,200	5^{m}16^{s}3/4	10,126	
17	Polkantchik	d°	d°	attelé	4,800	7^{m}52^s	10,169	
18	Svet	d°	d°	»	3,200	5^{m}14^{s}3/4	10,191	
19	Loubezny	d°	d°	»	6,400	10^{m}28^s	10,191	
20	Polkantchik	d°	d°	attelé	3,200	5^{m}13^s	10,223	
21	Loubezny	d°	d°	»	3,200	5^{m}12^s	10,256	
22	Svet	d°	d°	»	4,800	7^{m}45^s	10,322	
23	Kasmack	d°	d°	»	4,830	7^{m}49^s	10,298	
24	Loubezny	d°	d°	»	4,800	7^{m}44^{s}3/4	10,334	
25	Confidence	hongre	angl	attelé	1,609	2^{m}35^s	10,382	
26	Dutchman	d°	d°	monté	1,609	2^{m}35^s	10,382	
27	Ripton	d°	d°	attelé	3,218	5^m 7^s	10,484	
28	Kasmack	chev.	russe	»	3,200	5^m 4^{s}1/2	10,509	
29	Bédouin	d°	d°	attelé	5,500	8^{m}41^s	10,556	A M. Popoff. — 15 kilog. sous la sellette
30	Volcano	d°	angl.	»	1,609	2^{m}31^s	10,655	
31	Verny	d°	russe	attelé	4,000	6^{m}14^s	10,695	A M. Popoff.
32	Archer	d°	angl.	»	40,252	1^{h}0	11,175	Cité par John Lawrence.
33	Santa Claus	d°	californien	»	1,609	2^{m}18^s	11,659	Journal des Haras (nov. 1881).

En effet, si la forme ordinaire du galop est à trois temps, il existe également un galop à deux temps et un galop à quatre temps.

Le galop à trois temps présente également trois variétés :

Le petit galop ou galop raccourci ;

Le galop proprement dit ou *galop ordinaire* ;

Et le *grand galop* ou *galop allongé*.

Nous étudierons tout d'abord le galop ordinaire à trois temps, qui est le plus commun. Le tracé de la figure 99, empruntée à MAREY, montre l'ensemble de ses caractères.



FIG. 96. — Trot décousu (MAREY).



FIG. 97. — Transition du trot au pas (MAREY).



FIG. 98. — Transition du trot au galop (MAREY).

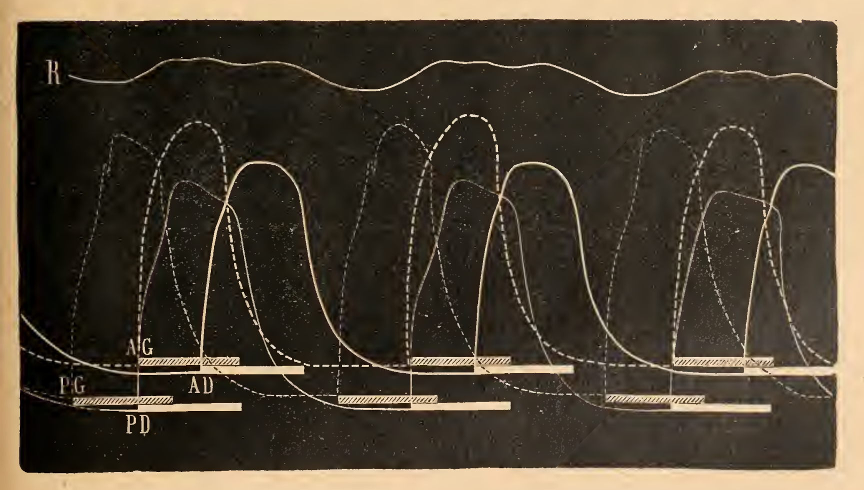


FIG. 99. — Tracés et notation du galop à trois temps : R, courbe des réactions prises au garrot. Les courbes des appuis des pieds ont une amplitude considérable qui exprime l'énergie des appuis sur le sol. Le cheval qui a servi à cette expérience galopait à droite, comme on le voit d'après la notation (MAREY).

Comme l'avait déjà vu LENOBLE DU TEIL, on constate que le pied postérieur se pose le premier. C'est le pied gauche dans le cas présent. Ensuite, après un certain temps, poser simultané du pied postérieur droit et de l'antérieur gauche, c'est-à-dire du bipède dia-

gonal gauche, et, après un intervalle de temps à peu près égal au premier, poser du pied antérieur droit. Les appuis, et en conséquence les soutiens des divers membres, sont à peu près d'égale durée.

L'oreille aura donc entendu trois battues à intervalles de temps égaux : 1° battue du pied postérieur; 2° battues simultanées du pied formant le bipède diagonal opposé; 3° battue du pied antérieur qui reste.

Pendant un pas de galop complet le corps de l'animal est d'abord supporté par le pied gauche seul; ensuite, pendant un temps égal au tiers environ de l'appui total d'un pied, par trois pieds, les pieds postérieurs et un pied antérieur; ensuite le pied postérieur qui a abordé le sol le premier se lève, et l'animal se porte seulement sur un bipède diagonal; puis le pied antérieur restant se pose, et l'appui est de nouveau sur trois pieds : les deux antérieurs et un postérieur; enfin le pied antérieur qui vient de donner sa battue reste seul à l'appui, pendant un temps presque égal aux deux tiers de

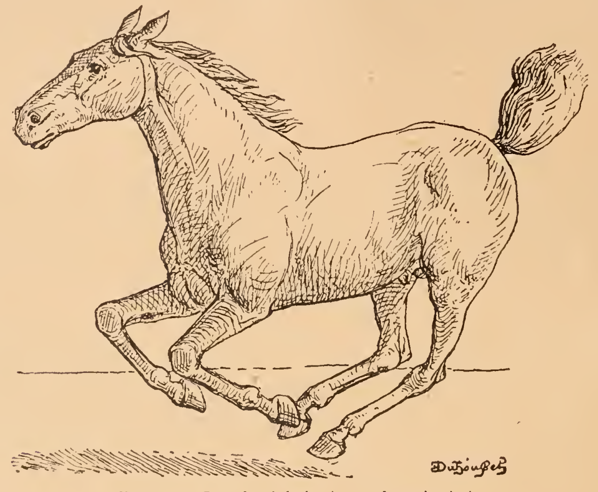


Fig. 100. — Le galop à droite (temps de projection).

son appui total; suit un temps de suspension complet où les quatre pieds sont au soutien et le cheval aborde de nouveau le sol par le pied qui a produit la première battue dans le cycle précédent.

Nous voyons donc dans un pas de galop complet six phases, dont cinq phases d'appui et une phase de suspension :

1° Phase d'appui simple postérieure;

2° Phase d'appui triple par adjonction à la première d'un appui diagonal;

3° Phase d'appui double diagonal;

4° Phase d'appui triple par adjonction à la précédente de l'appui d'un pied antérieur;

5° Phase d'appui simple antérieure;

6° Phase de suspension.

Pendant cette dernière phase, les pieds sont rapprochés les uns des autres, comme le montre la figure 100.

Les figures 101, 102 et 103 montrent les attitudes de l'animal aux trois temps du galop.

Réaction. La ligne ondulée R (fig. 99) est la courbe des réactions qui se produisent au garrot. « On constate, dit Marey[1], un soulèvement onduleux qui dure pendant tout le

1. Marey, *La Machine animale*, p. 174.

temps où l'animal touche le sol; dans ce soulèvement interviennent les effets des trois battues qui y impriment une triple ondulation. Le minimum d'élévation de la courbe



Fig. 101. — Premier temps du galop à droite. Appui exclusif du pied gauche postérieur. Le point blanc dans la notation, correspond à l'instant pendant lequel le cheval a été représenté.

correspond comme dans le trot, au moment où les pieds ne touchent pas le sol. Ce n'est donc pas non plus une projection du corps en l'air qui constitue le temps de suspen-

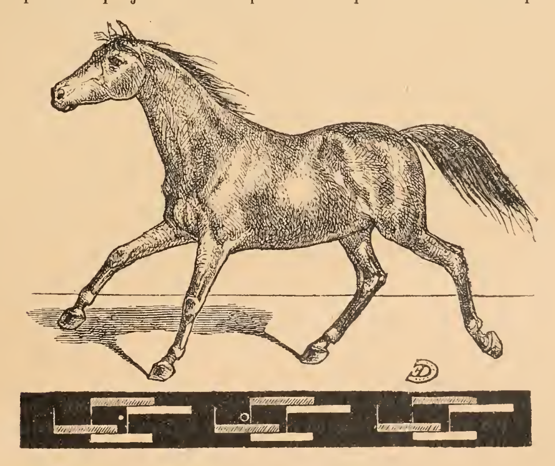


Fig. 102. — Cheval au 2e temps du galop à droite.

sion dans le galop. Enfin, en comparant les réactions du galop à celles du trot (fig. 98) on voit, que dans le galop, les soulèvements et abaissements se font d'une façon moins

brusque. Ces réactions sont donc moins dures au cavalier, quoiqu'elles puissent, d'une manière absolue, présenter une amplitude plus grande. »

Longueur du pas. — La longueur du pas de galop varie nécessairement, comme pour les autres allures, dans les limites très larges, ainsi que le montre le tableau de la page 245 dans lequel A. Goubaux et J. Barrier ont résumé une série d'expériences exécutées sous la direction de Chopard.

On admet que la longueur moyenne du pas de galop a trois fois celle de la base de sustentation, c'est-à-dire 3 m. 60 pour un cheval de 1 m. 60 de taille mesurée au garrot.

Variétés du galop et pistes. — Nous venons d'étudier en détail le galop ordinaire à trois temps. Mais nous avons dit plus haut qu'il existait des variétés de galop se distinguant l'une l'autre par quelques caractères.

Nous nous contenterons d'indiquer quatre variétés de galops : le galop ordinaire, le

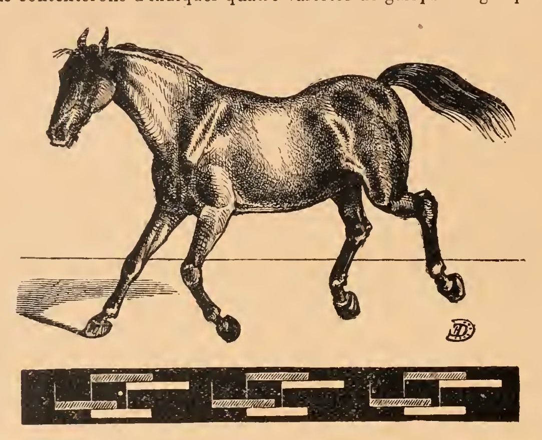


Fig. 103. — Cheval au 3e temps du galop à gauche.

galop ralenti ou petit galop, le galop allongé ou grand galop qui sont à trois temps, et le galop de course qui est à quatre temps.

1° La piste du *galop ordinaire* (n° 1, fig. 104) ne présente que trois foulées par pas, deux à droite et une à gauche[1]. Cela tient à ce que, quand le pied postérieur se pose, il vient recouvrir l'empreinte laissée par le pied antérieur du même côté.

2° Dans le *galop ralenti* ou *petit galop*, (n° 2, fig. 104) le pas est plus court que dans le précédent, de sorte que le pied postérieur qui marque la première foulée se pose en arrière de l'empreinte laissée par le pied antérieur du même côté.

3° Dans le *galop allongé* ou *grand galop*, le pied postérieur qui marque la première foulée se pose en avant de l'empreinte laissée par le pied antérieur du même côté. Les empreintes laissées par l'autre bipède sont plus éloignées que dans les deux variétés précédentes. Quand la vitesse s'accélère, ces empreintes s'écartent de plus en plus, et la piste devient alors celle du *galop de course.*

4° *Galop de course.* « Le galop de course est une variété de galop à quatre temps inégaux : la dissociation des battues de la deuxième foulée est telle que les membres paraissent agir par paires antérieure et postérieure isolées, chacune laissant après son appui précipité un temps de suspension très court où le corps est en l'air[2]. »

1. Un cheval peut galoper à droite ou à gauche suivant le pied postérieur qui se pose le premier sur le sol. Dans le galop à droite, le bipède latéral droit est plus élevé et plus avancé que son congénère gauche. Dans le galop à gauche, l'inverse se produit.

2. A. Goubaux et G. Barrier, *De l'Extérieur du cheval*, p. 637.

Tableau comparatif de la longueur des pas,
mesurés au commencement, au milieu et à la fin de chaque course.

NOMS DES CHEVAUX.	HAUTEUR au garrot.	HAUTEUR à la croupe.	LONGUEUR DE LA BASE DE SUSTENTATION.	ORDRE DES PAS. 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	OBSERVATIONS.
	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	mèt.	
Cantonnier. . .	1,52	»	1,53	2,35	2,38	2,40	2,41	2,41	2,41	2,41	2,41	2,41	2,41	»	»	»	»	»	
Hollandais. . .	1,60	1,57	1,20	2,45	2,05	2,50	2,00	2,50	2,05	2,35	2,25	2,20	2,26	»	»	»	»	»	
Easter monday.	1,56	»	1,05	1,70	2,30	3,20	3,40	3,35	3,80	3,90	3,40	3,40	4,25	»	»	»	»	»	Commencement du galop.
Narcisse	1,62	1,62	1,25	3,60	3,80	4,00	3,90	4,00	4,15	4,10	4,20	4,30	4,35	4,40	4,40	4,30	»	»	
Jardinière . . .	1,65	1,63	1,25	2,31	2,94	3,40	3,45	4,00	4,10	4,10	4,15	4,60	4,40	4,50	4,50	4,55	4,40	4,80	
Cocorrico . . .	1,60	»	1,20	1,80	2,20	3,30	3,45	3,80	4,00	4,50	4,50	4,75	4,90	»	»	»	»	»	
Pagode	1,59	1,61	1,30	3,60	3,40	4,40	4,60	4,70	4,70	4,70	4,70	4,80	4,75	4,90	4,95	4,90	4,95	4,80	
Marines	1,64	1,65	1,20	4,40	4,75	5,00	4,80	4,85	5,00	4,85	5,10	4,85	5,00	5,05	4,90	5,00	5,10	5,25	
Narcisse	1,62	1,62	1,25	4,30	4,70	4,15	4,25	4,35	4,35	4,50	4,65	4,55	4,60	4,65	4,50	4,45	4,45	»	Milieu du galop.
Jardinière . . .	1,65	1,63	1,25	5,05	4,90	5,05	5,05	5,00	5,10	5,00	5,10	5,00	5,00	5,05	4,80	4,90	5,00	4,80	
— . . .	1,65	1,63	1,25	4,35	4,45	4,25	4,30	4,15	3,95	3,95	3,75	3,80	3,95	3,40	3,20	3,00	2,85	2,70	
Épousette . . .	1,50	1,54	1,10	4,85	4,75	4,75	4,70	4,40	4,40	4,50	4,55	4,00	4,00	3,00	3,65	3,65	3,55	3,00	Fin du galop.
Bazaži	1,62	1,63	1,33	4,50	4,70	4,85	4,80	4,75	4,75	4,70	4,70	4,75	4,75	4,70	4,70	4,55	4,65	4,40	

Richard supposait que le galop était en général une allure à trois temps. Marey a démontré que c'est une allure à quatre temps, dans laquelle les battues postérieures sont très rapprochées (fig. 105).

La ligne brisée placée en haut de la figure 105 est le tracé des réactions au garrot.

Nous y voyons trois élévations principales, dont la plus forte correspond à l'appui des membres postérieurs, les deux autres correspondant aux battues antérieures.

Dans le galop de course on constate que la durée des appuis est bien plus brève que dans le galop ordinaire et qu'il n'y a jamais d'appui triple, ou que, s'il existe, celui-ci est de courte durée.

Le galop de course n'est du reste pas une allure régulière, et, comme le remarque Lenoble du Teil, il existe peu d'harmonie dans les distances des mêmes empreintes entre deux pas successifs.

« En recherchant, dit-il, plusieurs relevés d'empreintes laissées par différents chevaux de course, et en comparant ces relevés entre eux, on est frappé de suite par la différence de l'allure de chacun de ces chevaux. Et non seulement les traces laissées par plusieurs chevaux n'ont aucun rapport entre elles, mais deux traces successives du même cheval sont complètement dissemblables. »

Fig. 104.
Piste du galop ordinaire, à droite, Piste du galop ralenti, à droite, Piste du galop allongé, à droite, Piste du galop de course, d'après Lenoble du Teil.

Enfin, l'aspect général de la piste montre que les foulées tendent à se produire sur une même ligne droite, la base de sustentation étant réduite au mini-

mum, absolument comme le ferait une roue privée de jante et portant sur l'extrémité de ses rayons, suivant la comparaison de Lenoble du Teil.

Mécanisme de la locomotion chez le cheval. — Nous venons de voir par quelle série de mouvements cet animal marche, trotte, galope et quels sont les caractères distinctifs de chacune de ses allures. Mais, si nous voyons ses divers membres agir, soit tour à tour, soit simultanément, suivant un rythme caractéristique, cela ne nous renseignera pas d'une façon précise sur les forces que ces mouvements déterminent et surtout sur l'origine de ces forces. Nous savons que ces forces ont pour origine les muscles, mais par quel mécanisme agissent ces muscles pour réaliser la progression qui est le but à atteindre?

On a cru longtemps que les membres postérieurs du cheval assumaient seuls la tâche de faire progresser l'animal, les pieds antérieurs n'étant en quelque sorte que des colonnes de soutien. « Certains faits, dit Marey[1], condamnent cette théorie. En ce qui concerne les membres postérieurs, s'ils agissaient, comme l'on dit, par leur accroissement de longueur, c'est-à-dire comme un arc dont on couperait la corde, leur action propulsive ne pourrait se produire que dans les instants où l'appui du pied se ferait en arrière de la verticale passant par l'articulation de la hanche, tandis que, si le pied se trouvait verticalement au-dessous de la hanche, l'allongement du membre n'aurait d'autre effet que de soulever la masse du corps; si le pied se trouvait en avant de cette

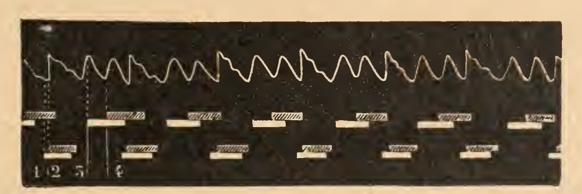


Fig. 105. — Notation du galop de course; réactions de cette allure.

même verticale, l'allongement du membre ferait reculer l'animal. » On constate d'autre part que les chevaux atteints de paralysie des membres postérieurs arrivent à progresser par la seule action des membres antérieurs.

Se rendant compte de l'insuffisance de la théorie jusqu'alors admise, Le Hello[2] a cherché à en établir une plus précise, en s'appuyant sur des notions de mécanique générale et des faits d'expériences. L'auteur construisit à cet effet un appareil schématique imitant, dans ses lignes essentielles, le squelette d'un cheval (fig. 106).

Une tige rigide renflée à ses extrémités représente l'ensemble du tronc (bassin, colonne vertébrale, omoplate). Au point E (articulation de l'épaule) prendra naissance le membre antérieur formé d'une seule tige fléchie en deux endroits, les angles correspondant à ceux que forment entre eux les divers segments du squelette de ce membre. Quant au membre postérieur, il est figuré par des pièces multiples articulées correspondant chacune à un segment du squelette (fémur, os de la jambe, canon, phalanges). Des ressorts figurent les muscles : le ressort F allant du bassin au grand trochanter du fémur figure les muscles fessiers; le ressort IT figure les masses musculaires s'insérant d'une part sur l'ischion, et d'autre part sur le fémur et les os de la jambe; le ressort R figure le triceps crural.

On peut voir également sur la figure, représenté par un trait pointillé, le ligament funiculaire qui correspond aux fléchisseurs superficiels des phalanges du cheval.

Si l'on élimine tour à tour l'action des divers ressorts qui figurent les groupes musculaires moteurs du membre postérieur, l'expérience montre :

« 1° Que la création des forces locomotrices peut commencer bien avant le milieu de l'appui.

1. Marey, *Traité de Physique biol.*, p. 243.

2. Le Hello, *De l'action des organes locomoteurs agissant pour produire les mouvements des animaux.* (*Journal de l'Anatomie*, n° de janvier-février 1893; janvier-février 1895; juillet-août 1899 et septembre-octobre 1899).

« 2° Que le rôle impulsif appartient aux muscles de la région postérieure et surtout aux ischio-tibiaux;

« 3° Que le maintien de l'extension des rayons inférieurs des membres dépend presque entièrement des mêmes muscles de la croupe, de la fesse et de la cuisse, dont l'action se transmet par les jumeaux de la jambe et par le fléchisseur superficiel;

« 4° Que l'action de la pesanteur sur la masse du corps est nécessaire à la propulsion, et que la rigidité de la colonne vertébrale, par laquelle se transmet le poids du corps au bassin, est indispensable à la production de l'effort impulsif, car, si l'on pratique sur le schéma une articulation qui permette à la colonne vertébrale de plier, un coude s'y produit sous l'action des ressorts, et la propulsion est impossible, comme cela s'observe sur les chevaux atteints *d'effort du rein* (en langage vétérinaire)[1]. »

Pour les membres antérieurs, les expériences de LE HELLO ont montré que les muscles grands pectoraux travaillaient également à la propulsion.

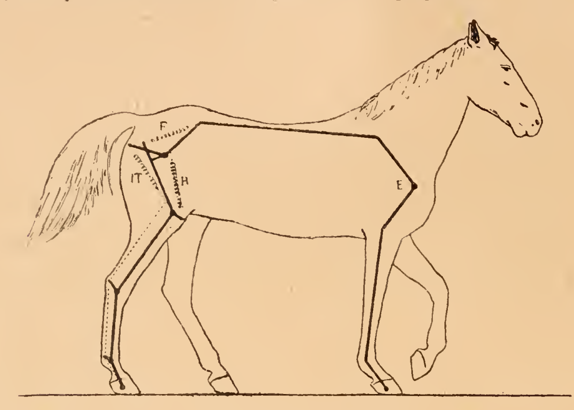


FIG. 106. — Schéma de LE HELLO montrant la façon dont sont imités les rayons osseux et les muscles du membre postérieur droit.

Les membres soit antérieurs, soit postérieurs, ont donc deux rôles simultanés, un de simple support et un rôle propulsif.

A ces deux rôles correspondent, comme le dit LE HELLO, deux catégories de puissances :

« 1° Les actions opérées sur l'ischion par les muscles ischio-tibio-fémoraux aux membres postérieurs, et celles qu'établissent sur le sternum les pectoraux et grands dorsaux aux membres thoraciques, lesquelles doivent être considérées comme les causes essentielles des déplacements de la masse dans le *sens longitudinal.*

« 2° Les forces qui opèrent suivant l'axe général des membres qui sont des intermédiaires nécessaires dans la mise en œuvre des actions précédentes, qui n'ont qu'une participation mal déterminée aux mouvements progressifs. »

P. NOGUÈS.

LOCOMOTION DES INVERTÉBRÉS.

Nous étudierons dans cet appendice la locomotion chez les Invertébrés. Comme des animaux de forme et d'organisation très variées rentrent dans cette catégorie, disposant de moyens de locomotion multiples, nous suivrons l'ordre de la série animale établi par les zoologistes.

I. Protozoaires. — Nous touchons ici à la limite qui sépare le règne végétal du

1. *Traité de Phys. biol.*, p. 244.

règne animal. Une partie de ces êtres unicellulaires, appartenant à la classe des Rhizopodes, ne se distingue des végétaux inférieurs que par l'absence de chlorophylle. Leur mobilité est presque nulle, et nous pouvons les considérer comme ne possédant aucun moyen de locomotion, tels sont : les Sporozoaires, les Radiolaires, les Foraminifères, les Héliozoaires.

Mais il est des Rhizopodes, comme les Amibes, qui se meuvent par une sorte de reptation à la surface des corps solides immergés. Au-dessus des Rhizopodes nous trouvons les Flagellés et les Infusoires ciliés, où l'on rencontre la première différenciation en vue de la locomotion.

Rhizopodes. La locomotion des Rhizopodes a été très complètement étudiée par Jennings[1].

Le type le plus général nous est fourni par l'Amibe. Voici comment le décrit Jennings : « La locomotion usuelle de l'Amibe est à beaucoup d'égards comparable à un roulement.

« La surface supérieure se déplace continuellement vers l'avant, et, passant en dessous, devient inférieure. Ce fait peut être facilement observé si l'on mélange à l'eau qui contient les amibes un peu de noir de fumée. Les grains très fins du noir de fumée se collent à la surface de l'animal, particulièrement sur *Amoeba verrucosa*, moins bien sur les autres types.

« On voit des particules adhérentes à la surface supérieure se déplacer progressivement vers l'avant, atteindre le bord antérieur et prendre ensuite contact avec le substratum, où il reste immobile jusqu'à ce que le corps entier de l'amibe soit passé en avant. Il remonte alors à l'extrémité postérieure pour se déplacer de nouveau vers l'avant. On a vu ainsi la même particule faire plusieurs fois le tour du corps de l'animal. »

Ce mouvement de roulement en avant n'intéresse pas seulement la surface de l'Amibe, mais sa masse tout entière, la surface en contact avec le substratum étant seule au repos. Il est facile de constater ce fait. Il arrive en effet que des particules de noir de fumée se trouvent englobées dans la masse de l'animal, et on peut par transparence se rendre compte que, malgré cela, leur mouvement en avant ne se trouve pas interrompu, mais il est d'autant moins rapide que la particule se trouve plus près de la base. — C'est évidemment un roulement, car dans une roue nous constatons également que tous ses points se déplacent, sauf le point en contact avec le sol.

Chez l'Amibe, le point d'appui est une surface relativement grande, mais, fait remarquable, la partie antérieure seule de cette surface est très adhérente au substratum, tandis que la partie postérieure repose seulement sur lui.

C'est donc la partie antérieure qui constitue le point fixe vers lequel convergent les mouvements observés dans le reste de la masse. L'animal se tire donc en avant par fixation de sa partie antérieure. Il s'opère une sorte de traction sur le point d'appui, ce point d'appui se déplaçant toujours en avant, par déploiement ou roulement de la surface de l'animal dont les différentes fractions lui deviennent successivement adhérentes. Ce procédé n'est pas spécial à l'espèce *Amoeba verrucosa*; mais il est employé par toutes les espèces d'amibes.

Flagellés. Ces animaux, dont les dimensions peuvent atteindre quelques dixièmes de millimètre, doivent leur nom à la forme de leur organe locomoteur, le *flagellum* ou fouet, appendice filiforme fixé à une extrémité du corps et souvent plus long que celui-ci.

Dans la progression le flagellum est situé en avant et tire le corps à lui, à l'inverse de la queue de l'anguille qui est en arrière et pousse le corps devant lui. Ce fait est général chez les Flagellés et nettement caractéristique de ces animaux. Aussi le mouvement du flagellum, au lieu de s'accomplir dans un plan comme celui de la queue de l'anguille, semble dessiner une hélice. L'animal, en même temps qu'il progresse en avant, tourne sur son axe en sens inverse de son flagellum.

Y. Delage et Hérouard donnent l'explication suivante de sa progression. L'animal ferait tournoyer son flagellum d'un mouvement conique comparable à celui du bras

1. Jennings, *Behavior of the lower organisms*, 1906.

autour de l'épaule. Ce mouvement ferait tourner en sens inverse le système entier formé par le flagellum et le corps, et le flagellum, contourné une fois pour toutes en hélice, par suite de ce mouvement de rotation vraie, se visserait en quelque sorte dans l'eau et entraînerait le corps à sa suite.

Les mouvements du flagellum ne sont pas automatiques, mais bien directement soumis à la volonté de l'animal. Il peut ainsi arrêter son mouvement ou en renverser le sens ou bien encore lui imprimer simplement un mouvement suffisant pour déterminer un courant d'eau alimentaire, car le flagellum est aussi l'instrument de capture des aliments.

Infusoires ciliés. Chez ces animaux dont les dimensions peuvent atteindre quelques dixièmes de millimètre, l'appareil locomoteur est constitué par des cils vibratiles excessivement nombreux. On peut les compter par centaines et même par milliers. Ces cils vibratiles sont une émanation de l'ectoplasme comme le flagellum précédemment décrit. Ils diffèrent de ce dernier par leur taille qui est plus petite, par leur mouvement qui est alternatif au lieu d'être circulaire et continu.

La forme générale du corps de l'Infusoire est ovoïde. Sa face ventrale est toutefois légèrement aplatie, car il rampe quelquefois sur cette face; mais il n'utilise que rarement ce mode de locomotion.

Les cils forment au corps un revêtement complet. Ils sont implantés obliquement, inclinés vers l'arrière, le long de lignes longitudinales qui sont en quelque sorte les méridiens de ce corps ovoïde. Au bord du péristome les cils sont souvent remplacés par d'autres organes, les membranelles, qui forment une rangée de lamelles triangulaires disposées transversalement et situées les unes derrière les autres. Ces membranelles, dont l'ensemble constitue la zone adorale, sont formées de cils agglutinés et sont logées dans une dépression longitudinale qui conduit au péristome. Elles sont animées d'un mouvement très vif qui fait tourbillonner l'eau et la dirige vers le péristome avec les particules alimentaires qu'elle contient.

La locomotion de la Paramécie a été très bien observée et décrite par Jennings.

« La Paramécie se meut par le battement de ses cils. Ceux-ci sont généralement dirigés en arrière et leur battement propulse alors l'animal en avant. Ils peuvent parfois être dirigés en avant, leur battement dans ce cas fait reculer l'animal. La direction du battement des cils est toujours un peu oblique, de telle sorte que la Paramécie, en plus de son mouvement d'avancement ou de recul, tourne sur son axe longitudinal. Cette rotation est de même sens, soit que l'animal avance, soit qu'il recule. Elle n'est pas due, comme on pourrait le supposer, à la direction oblique de la dépression orale; car, si l'on coupe en deux l'animal, la moitié postérieure, qui n'a pas de dépression orale, continue son même mouvement de rotation.

« Les cils de la dépression orale agissent d'une façon plus efficace que tous les autres. Il en résulte que la partie antérieure de l'animal dévie toujours du côté opposé, comme c'est le cas d'un bateau à un côté duquel on rame plus fort qu'à l'autre. Comme conséquence l'animal nagerait en cercle s'il ne tournait pas en même temps sur son axe longitudinal. Par la rotation le mouvement en avant et la déviation latérale se combinent pour faire décrire à l'animal une trajectoire en spirale.

« Quand le côté oral est à gauche, la déviation se produit vers la droite, et inversement; quand le côté oral est à droite, la déviation a lieu vers la gauche; quand le côté oral est au-dessus, la déviation a lieu vers le bas.

« Donc la déviation dans une direction donnée est compensée, après une demi-rotation, par une déviation égale dans la direction diamétralement opposée; la résultante est une trajectoire en spirale ayant un axe rectiligne.

« Cette rotation sur l'axe longitudinal est un moyen généralement utilisé par les organismes aquatiques inférieurs, pour permettre à un animal dissymétrique de suivre un trajet rectiligne. »

Cœlentérés. — Les formes libres des Cœlentérés, les Méduses, ne possèdent pas d'appareil locomoteur différencié. La progression s'effectue chez ces êtres par des contractions rythmées auxquelles le corps entier de l'animal prend part. Leurs mouvements ont pu être étudiés par Marey au moyen de la méthode chronophotographique.

Les Méduses ont un corps en forme de cloche qui porte le nom d'*ombrelle*, dont la

surface convexe est supérieure dans la position physiologique. La surface concave, au centre de laquelle pend le *manubrium*, limite la *cavité sous-ombrellaire* qui est rétrécie sur tout son pourtour par une membrane mince et flexible, le *velum*.

Pour se déplacer, la Méduse exécute des contractions et des relâchements alternatifs de son ombrelle; chacun de ces mouvements chasse un certain volume d'eau dont la réaction propulse l'animal. Si la Méduse est verticalement orientée, la propulsion se fait de bas en haut, et l'animal s'élève; si elle est inclinée horizontalement, la propulsion se fait dans le sens horizontal. Cette orientation de l'animal permet de voir comment les bords du velum se retournent tour à tour en dedans et en dehors, suivant les mouvements de l'eau alternativement aspirée et refoulée.

La progression des Méduses est en général assez lente, et leur déplacement est dû beaucoup plus aux courants marins qu'à leurs mouvements propres.

Chez les formes coloniales, les Siphonophores, on observe, sinon un appareil locomoteur différencié, tout au moins des individus dont la fonction consiste uniquement à faire progresser la colonie. Au sommet d'une tige centrale, le *stolon*, est situé le *pneumatophore*, sorte de cloche ellipsoïdale, le plus souvent fermée et remplie de gaz, qui joue le rôle de flotteur. Immédiatement au-dessous, sur deux rangées opposées et alternes, s'insèrent au moyen de courts pédoncules les cloches natatoires ou *nectophores*. Ces nectophores sont directement assimilables aux Méduses simples, sauf en ce qui regarde le manubrium qui est absent ici; le rôle nourricier incombe à d'autres individus, les *gastrozoïdes*, situés plus bas sur le stolon.

La progression de la colonie se fait de même façon que chez les individus isolés, par les contractions de l'ombrelle des cloches natatoires. Ces contractions sont coordonnées de telle façon que tous les efforts tendent à déplacer la colonie dans une même direction, car le pédoncule au moyen duquel les cloches natatoires s'insèrent sur la tige est musclé et peut s'incliner dans tous les sens.

Chez les Vélelles le pneumatophore, au lieu d'être ellipsoïdal, est rectangulaire et flotte horizontalement à la surface de l'eau. Il porte sur sa face supérieure, suivant une diagonale, une lame verticale, *le voile*, qui offre une certaine prise au vent et sert à faire progresser la colonie.

Vers. — Chez les Vers, animaux de forme allongée, mais dépourvus d'appendices locomoteurs, la progression se fait le plus souvent au moyen de grandes ondulations du corps. On observe cependant d'autres formes de locomotion. Les Turbellariés peuvent se déplacer au moyen des cils vibratiles qui forme une partie du revêtement épithélial de leur corps. Ils se servent de ce mode de locomotion, qui est une sorte de glissement lent, pour se déplacer dans l'eau ou sur les parois des corps solides.

Les Planaires, qui atteignent une certaine taille, nagent à la façon des Raies (poissons), par une ondulation symétrique des parties latérales du corps. L'animal est orienté horizontalement dans la position physiologique, et ces ondes résultent du relèvement et de l'abaissement successifs des différents points du bords. Sur les documents chronophotographiques obtenus par Marey à la Station zoologique de Naples, on constate que ces ondes se dirigent d'avant en arrière, et intéressent de chaque côté le tiers environ de la largeur du corps.

Les Némertes se déplacent, comme les anguilles, par de grandes ondulations du corps tout entier, ce qui constitue une véritable reptation dans l'eau. Ces ondulations toutefois ne semblent pas toujours s'exécuter dans un plan déterminé. Chez les Hirudinées, par contre, les ondulations, très amples, se font toujours dans le plan dorso-ventral qui est orienté verticalement pendant la natation.

Arthropodes. — Les Arthropodes possèdent tous, ainsi que leur nom l'indique, des appendices locomoteurs articulés, conséquence de la couche de chitine plus ou moins rigide qui recouvre toutes les parties du corps.

L'embranchement se divise en trois classes : les Crustacés, les Insectes et les Arachnides, mais ce n'est que parmi les deux premières que se trouvent des formes aquatiques qui se déplacent par une sorte de natation.

Crustacés. — Les Crustacés, aussitôt que leur taille dépasse certaines limites, acquièrent une densité assez élevée, due à leur carapace de chitine qui se charge de sels calcaires. Ils vivent alors sur le fond, et leur progression prend les caractères d'une

locomotion terrestre. Les Crustacés supérieurs, les Malacostracés, tels que le homard, la langouste, la crevette, etc., ne prennent guère leur appui sur l'eau que pour exécuter un mouvement de recul très rapide, produit par la flexion brusque de l'abdomen qu'ils ramènent sous le céphalothorax.

Les Malacostracés ont 20 paires d'appendices, nombre rigoureusement fixe, tandis que les Entomostracés possèdent des pattes natatoires en nombre très variable selon les genres. De plus, chez ceux-ci, le rôle locomoteur n'est pas toujours rempli par les appendices du tronc. Les antennes souvent se différencient spécialement dans ce but et prennent un développement considérable.

En dehors des antennes de la première paire, qui chez tous les Crustacés sont toujours simples, c'est-à-dire formées d'une seule rangée d'articles successifs, les appendices, malgré les modifications considérables qu'ils peuvent subir, appartiennent au type bifurqué. Dans chaque patte nageuse on distingue trois parties : une partie basilaire, le protopodite, qui porte à son extrémité deux branches, une branche intérieure, l'endopodite, et une branche extérieure, l'exopodite. Ces deux branches sont elles-mêmes articulées et munies de poils chitineux.

Entomostracés. — Les Branchiopodes, parmi les Phyllopodes, ont de dix à trente-six paires d'appendices foliacés. L'exopodite constitue un sac branchial aplati, l'endopodite seul servant à la locomotion.

Les Cladocères se distinguent par le petit nombre de leurs pattes, quatre à six paires, dont la forme se rapproche de celle des pattes nageuses des Branchiopodes. Chez les Daphnies toutefois les pattes sont exclusivement respiratoires, la locomotion étant assurée par les antennes de la deuxième paire qui sont transformées en grosses rames bifurquées. Leur action fait progresser l'animal par une série de petits sauts qui ont valu aux Daphnies le nom de « puces d'eau ».

Les Ostracodes utilisent aussi pour la nage leurs antennes, qui atteignent un grand développement.

Chez les Copépodes, les antennes antérieures forment également des rames puissantes, plus longues que tous les autres appendices. Les véritables pattes natatoires, toutefois, sont thoraciques et au nombre de quatre ou cinq paires. Elles sont nettement bifurquées, possédant un protopodite à deux articles, un endopodite et un exopodite. L'exopodite et l'endopodite sont d'ordinaire à trois articles, et forment de larges rames aplaties.

La progression des Copépodes est très rapide proportionnellement à leur taille, et ils peuvent exécuter des mouvements d'une brusquerie extraordinaire.

Insectes. — La natation des Insectes peut être très bien étudiée chez le Dytique. Comme le dit Graber, ces animaux paraissent admirablement adaptés à leur milieu. « Le corps ressemble à un bateau, il ne présente aucune saillie ni angle qui puisse offrir une résistance inutile au mouvement; renflé au milieu et effilé aux extrémités il coupe l'eau comme un coin. Les parties mobiles, les rames, paraissent aussi bien adaptées à leur but que la masse qu'ils doivent mettre en mouvement. Ce sont les pattes postérieures qui sont chargées de ces fonctions, et elles sont placées exactement au milieu du corps où la largeur est la plus considérable. Les autres insectes se servent aussi de cette paire de pattes aussitôt qu'ils se trouvent dans l'eau, mais les pattes locomotrices des insectes aquatiques sont d'une construction particulière. Le pied forme la rame. Il est très allongé, et encore plus élargi, et peut être tourné et fléchi par des muscles distincts, de telle façon que pendant la phase passive la patte coupe l'eau par la tranche; mais aussitôt que la poussée active doit être donnée, elle appuie sur l'eau avec toute sa largeur. La surface de la rame est encore augmentée par les poils sur le bord du pied qui se tendent au moment critique. »

« On sait que les rames des insectes aquatiques agissent simultanément et en mesure. Mais aussitôt qu'un Dytique se trouve hors de l'eau sur un milieu résistant, il se sert de ses pattes postérieures absolument comme les insectes terrestres, c'est-à-dire qu'il les fléchit et les étend *alternativement*. Ceci montre que les insectes aquatiques n'ont pas encore oublié, malgré le manque d'habitude, le mode de locomotion des formes terrestres. » Tous les insectes aquatiques, cependant, ne se servent pas des pattes postérieures, comme les Dytiques et les Notonectes, pour nager. Les larves de certains Orthoptères,

notamment, utilisent les pattes antérieures, laissant flotter passivement les pattes moyennes et postérieures le long du corps. Leur vitesse de nage est toutefois beaucoup moins grande.

Mollusques. — Chez les Mollusques on peut distinguer les modes de locomotion suivants, rangés par ordre d'importance :

1° Reptation.

2° Nage.

3° Fouissage.

4° Marche.

5° Saut.

1° *Reptation.* — La reptation est le mode de locomotion usuel de la grande majorité des Gastéropodes et des Amphinernes (Chitonides). On voit que, chez ces animaux, l'organe locomoteur, est constitué par la sole pédieuse, vaste semelle musculaire qui est appliquée intimement sur le substratum. Cette surface pédieuse subit pendant la progression des modifications d'ordres variés. Chez certaines formes qui constituent la majorité (*Purpura*, *Buccinum*), elle paraît glisser d'une manière continue sans déformation directement perceptible (mouvement arythmique, Parker). Dans d'autres types au contraire on remarque que la face inférieure de la sole est parcourue périodiquement par des ondes de contractions transversales colorées, très régulières, qui se déplacent dans des directions déterminées. Deux grands groupes peuvent êtres basés sur le sens de propagation des ondes par rapport à la direction de propagation de l'animal (Vlès) :

1° Groupe à ondes directes, se propageant de l'arrière à l'avant de la sole quand l'animal progresse vers l'avant ;

2° Groupe à ondes rétrogrades se propageant de l'avant à l'arrière de la sole quand l'animal progresse vers l'avant.

Dans l'un et l'autre groupe des subdivisions peuvent être établies d'après les caractères de symétrie des ondes par rapport au plan sagittal, subdivisions dont les principales sont les suivantes : dans le type monotaxique (Pulmonés dans le groupe à ondes directes; Chiton, Patella, dans le groupe à ondes rétrogrades), les ondes sont transversales, symétriques des deux côtés du plan sagittal, et sans interruption sur la ligne médiane. Dans le type ditaxique (*Haliotis*, *Trochus*, pour le groupe à ondes directes ; *Littorina* pour le groupe à ondes rétrogrades), les ondes sont asymétriques par rapport au plan sagittal; chaque côté du pied a son système d'ondes propre, complémentaire de celui du côté opposé; la ligne médiane du pied n'est pas intéressée par les ondes et peut même être fissurée. Lorsque l'animal recule, quel que soit le groupe locomoteur auquel il appartienne, toutes les ondes s'inversent, comme cela est d'ailleurs normal dans tous les cas de locomotion ondulatoire (serpents, anguilles, etc.).

Il est possible que beaucoup de Gastéropodes du groupe arythmique possèdent en réalité des ondes régulières, mais sans différenciations colorées les rendant directement perceptibles, ainsi qu'on s'en rend compte par les déformations des bords des pieds.

Le mécanisme intime des ondes de contraction dans les différents types précédents a été étudié par Robert et Vlès. Divers points en sont discutés par Simroth, Parker, Robert, Vlès.

Outre l'action musculaire, l'intervention des cils vibratiles dont est couverte la sole plantaire a été considérée par plusieurs auteurs comme indispensable dans la progression. Sauf pour les Gastéropodes tout jeunes ou pour de toutes petites formes, il est probable qu'il n'en est rien : une *Fissurelle* dont la surface de la sole plantaire a été complètement enlevée au rasoir, continue sans modification appréciable sa reptation (Dubois et Vlès).

Un autre facteur beaucoup plus important serait le liquide sanguin qui se comporterait dans les divers mouvements du pied comme dans un organe érectile. Ce point a donné lieu à de nombreuses discussions (voir Simroth qui résume les travaux antérieurs, Robert, Vlès, Bidermann) : toujours est-il qu'un animal saigné à blanc continue à ramper. Des tableaux de mesure de vitesse de Gastéropodes reptateurs ont été donnés par Simroth (1882) et Vlès; le rendement mécanique de la sole pédieuse a été étudié par Vlès.

En dehors des Gastéropodes et des Amphineures la reptation paraît ne pas exister. Chez plusieurs formes de Lamellibranches (Prosobranche, Pectonculus) où elle avait été signalée, un examen plus attentif a montré un processus complètement différent (Drew Vlès).

2° *Nage*. — En écartant les formes embryonnaires dont les cils vibratiles constituent le principal appareil locomoteur, la nage est effectuée chez les Mollusques par des procédés très divers.

Chez plusieurs groupes de Gastéropodes à poids spécifique très peu différent de celui de l'eau, la nage est exécutée au moyen de nageoires, vastes ailes musculaires paires (Ptéropodes) ou impaires (Hétéropodes) ou alors à mouvement hélicoïdal spécial. Une étude spéciale des unes et des autres est due à Polimanri. Quelques Opisthobranches (*Acera*) arrivent à s'élever dans l'eau en agitant symétriquement leurs parapodes.

Chez les Céphalopodes, la nage peut être aussi effectuée à l'aide de nageoires (*Sepiola*, *Sepia*, etc.), mais le principal agent locomoteur dans la natation est la chasse brusque, par le siphon, de l'eau contenue dans la cavité palléale (*Sepia*, *Loligo*, *Octopus*, *Argonaute*, etc.) En général, l'animal se déplace à reculons, les bras en arrière, le bout du sac viscéral en avant; les expansions palléales latérales (nageoires diverses) servent alors de plan directeur. L'animal peut aussi plus exceptionnellement (surtout *Sepia*) en dirigeant son siphon dans la direction voulue, se déplacer les bras en avant ou latéralement. Chez les Lamellibranches, la nage n'est effectuée que par très peu de formes (*Pecten*, *Lima*) suivant un procédé voisin de celui des Céphalopodes : l'eau emmagasinée dans la cavité palléale de la coquille ouverte, est chassée brusquement par la fermeture de celle-ci et l'animal se déplace par réaction. Des voiles musculaires membraneuses dépendant du manteau jouent le rôle de valvules et canalisent la sortie de l'eau qui ne peut s'effectuer que par des points spéciaux. Dans *Pecten* la sortie normale de l'eau a lieu en deux jets horizontaux par deux points situés au voisinage de la charnière, de sorte que l'animal se déplace l'ouverture des valves en avant. Fuscher, Marey, Anthony, Vles Buddenbroc. La composante verticale des mouvements est donnée par l'action de l'eau sur la face inférieure inclinée de la coquille, par un mécanisme analogue à celui d'un aéroplane. *Lima*, au contraire, se déplace, le plan sagittal vertical; un premier jet d'eau sort du crochet, horizontalement et fournit la composante horizontale; un second, indépendant du premier, issu de la partie la plus inférieure de l'ouervture des valves est à peu près vertical et dirigé vers le bas, fournissant une part importante de la composante verticale. Cette dissociation des deux composantes, contrairement au procédé du *Pecten* où elles sont liées, donne à la locomotion de *Lima* un caractère de mobilité et d'instabilité qui la fait ressembler à un papillon butinant de fleur en fleur.

Il y a lieu de signaler enfin que quelques mollusques nagent dans l'eau en se construisant des flotteurs (bulles de gaz; débris divers).

3° *Fouissage*. — Quelques Gastéropodes (*Philine*) effectuent leur reptation en se creusant un sillon au-dessous de la surface du sable. Un mode de fouissage beaucoup plus spécialisé se rencontre chez les Lamellibranches, qui s'enterrent véritablement dans le substratum et ils sont quelquefois capables d'y cheminer (*Solen*); le pied a ici la forme d'une languette plus ou moins aplatie que l'animal enfonce aussi mince que possible dans la couche où il va pénétrer; puis par un phénomène probablement érectile, l'extrémité du pied gonfle considérablement et offre dans le sol une résistance suffisante pour que l'animal puisse se haler dessus, comme un navire sur une ancre, au moyen de la contraction des rétracteurs pédieux. Dans quelques formes à locomotion rapide (*Solen*) on constate que le gonflement érectile est capable de se déplacer le long du pied à la manière d'une onde pédieuse de Gastéropode. Des recherches déjà anciennes montrent qu'il faut éliminer complètement l'hypothèse de l'intervention. dans l'érection du pied des Lamellibranches, de l'eau extérieure qui aurait pénétré par de soi-disant « pores aquifères ».

Des cas aberrants, se rattachant malgré tout au fouissage, sont présentés par la *Nucule* (Vlès, Drew) le *Pectonculus* (Vlès), et les Lamellibranches, telles que la *Pholade* ou le *Taret*, capables de creuser dans des matériaux durs, roches ou bois (Lloyd). En dehors des Lamellibranches, les Scaphopodes (*Dentale*) possèdent un procédé de fouis-

sage qui se rapproche, selon les genres, de celui du *Solen* (*Dentalium*) ou de la *Nucule* (*Siphonodentolium*).

4° *Marche.* Un procédé locomoteur qui est une véritable marche est effectué par les Céphalopodes et en particulier par les Octopodes (Poulpe); l'animal est capable de se déplacer, au contact du fond, comme un Crustacé sur ses pattes. L'emploi des tentacules dans cette locomotion est loin d'être quelconque et irrégulier; il y en a quatre disposés de chaque côté du corps, et fonctionnant suivant un rythme successif et alternatif parfaitement défini, complémentaire pour les deux côtés, comme le feraient les pattes d'un crustacé. La lésion d'un ganglion cérébroïde produit, comme dans les Invertébrés à pattes, une rotation en cercle du côté opéré, les mouvements des tentacules de celui-ci réduisant leur amplitude.

5° *Saut.* Le saut se rencontre exceptionnellement chez quelques formes (Gastéropodes, Strombus; Lamellibranches, Dorax) qui, en détendant brusquement leur pied replié, arrivent à se projeter à quelque distance. Il faut également ranger dans le saut les bonds que font quelquefois les *Loligo* au-dessus de la surface de la mer, à la manière de certains poissons dit volants.

L. BULL.

Bibliographie. — La bibliographie de la locomotion est très vaste : nous ne la donnerons que résumée.

Il faut d'abord consulter les ouvrages généraux, anciens ou contemporains.

Borelli. *De motu animalium*, in-4, Rome, 1680. — Fabricius d'Acquapendente. *De motu locali animalium secundum totum*, in-4, Patavia, 1618. — Marey. *Le mouvement*, in-12, Paris, 1894. — Pettigrewi. *La locomotion chez les animaux*, trad. franç., in-12, Paris, 1875. — Giraud-Teulon. *Principes de mécanique animale ou étude de la locomotion chez l'homme et les animaux vertébrés*, in-8, Paris, 1858. — W. et E. Weber. *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge*, in-8, Göttingen, 1836. — Vierordt. *Das Gehen des Menschen in gesunden und kranken Zuständen nach selbstregistrirenden Methoden*, in-8, Tübingen, 1881. — Marey. *La machine animale*, in-8, Paris, 1873.

Physiologie comparée (voir **Cheval, Graphique (méthode), Natation, Reptation, Vol**). — Car (L.). *Ueber den Mechanismus der Lokomotion der Pulmonaten* (*Biol. Centralbl.*, 1897, xvii, 426-438, 14 fig.). — Chabrier (J.). *Mém. sur les mouvements progressifs de l'homme et des animaux* (*J. des progrès des sc. méd.*, 1828, x, 185; xi, 124; xii, 192). — Demoor (J.). *La locomotion dans la série animale* (*J. de méd. chir. et pharmacol. de Bruxelles*, 1889, lxxxvii, 588-598). — Demoor (Jean). *Recherches sur la marche des insectes et des arachnides* (*Archives de Biologie*, Liége, 1890, 367-608, 2 planches). — Hering (H.-E.). *Das Hebphänomen beim Frosch und seine Erklärung durch den Ausfall der reflectorischen antagonistischen Muskelspannung* (*Arch. ges. Physiol.*, 1897, lxviii, 1-31). — Ilyin (P.). *Die Rolle des hydrostatischen Bläschens bei den Siphonophoren* (*Centralbl. f. Physiol.*, 1900, xiv, 361-363). — Imbert (A.). *Notions de mécanique animale* (*N. Montpellier médical*, 1898, vii, 1108, 1141, 1148, 1295). — Le Hello. *Du rôle des membres postérieurs dans la locomotion du cheval* (*C. R.*, 1896, 8 juin). — Lombard, Warren (P.) et Abbott (F.-M.). *The mechanical Effects produced by the contraction of individual muscles of the thigh of the Frog* (*Amer. Journ. Physiol.*, 1907, xx, 1-60, 2 planches, 1 fig). — Marey et Pagès. *Locomotion comparée, mouvement du membre pelvien chez l'homme, l'éléphant et le cheval* (*C. R.*, 1887, cv, 149-156). — Muybridge. *Animals in motion. An electro-photographie investigation of consecutive phases of animal progressive movements*, in-4, London, 1899. — Pagès (C.). *Analyse cinématique de la locomotion du cheval* (*C. R.*, 1885, ci, 702-705); — *De la marche chez les animaux quadrupèdes* (*ibid.*, 1889, cviii, 194). — Thomas (R.-H.). *Bipedal locomotion of lizards* (*Nature*, 1902, lxvi, 551).

Locomotion chez l'homme. — Allen (H.). *A prodrome of a memon on animal locomotion* (*Philad. Nat. sc.*, 1887, in-8, 8). — Amar (Jules). *La dépense énergétique dans la marche* (*Journ. Physiol. Path. gén.*, Paris, xiii, 212-219, 4 fig.); — *La marche sur un plan incliné* (*C. R. Acad., Sc.*, Paris, 1911, clii, 1326-1328 [Dépense d'énergie]. — *La dépense énergétique dans la marche* (*C. R.*, 1911, clii, 473-476). — Astegiano (G.). *Le marcie a piedi* (*R. Accad. di med. di Torino*, 1884, xxxii, 6-15). — Baisch (B.). *Bau und Mechanik des normalen Fusses und des Plattfusses. Beitrag zur Kenntnis derselben auf*

Grund von Röntgenuntersuchungen (*Zeitschr. orthop. Chir.*, 1913, XXXI, 218-253). — BARTHEZ. *Nouvelle méchanique des mouvements de l'homme et des animaux*, in-4, Carcassonne, 1778; — *Eclaircissements sur quelques points de la mécanique des mouvements de l'homme* (*Mém. Soc. méd. d'émulation*, Paris, 1803, V, 259-280). — BÉDART. *Étude exp. sur le mécanisme de l'élévation du poids total du corps sur la pointe des pieds* (*Midi médical*, 1892, I, 247, 251). — BERGONIÉ. *Soulèvement du corps sur la pointe des pieds* (*B. B.*, 1897, 365-367). — BEZY (François-Ernest). *Contribution à l'étude du « courir » chez l'homme* (Bordeaux, *Th. de Doct.*, 1903, in-8, No 141, 60). — BLOCH (A. M.). *Étude de la marche normale et pathologique, au moyen d'empreintes moulées* (*Bull. Soc. de Biol.*, 1896, 1033-1034). — BOUDET DE PARIS. *Des actes musculaires dans la marche de l'homme* (*Progrès médical*, 1880, VIII, 771-773). — BRAUNE (W.) et FISCHER (O.). *Der Gang des Menschen* (Leipzig, 1895, S. Hirzel). — BROWN, T. GRAHAM. *Note upon some Dynamic Principles involved in Progression* (*Brit. med. Journ.*, 1912, II, 785-787); — *Note upon the movements of progression in man* (*Journ. Physiol. London*, XLV, XVII). — CAILLIBAUD (Georges-François). *L'acte du « relever » à l'état normal et dans quelques états pathologiques* (Bordeaux, *Th. de Doct.*, 1903, in-8, No 134, 68). — CARLET. *Essai expérimental sur la locomotion de l'homme. Etude de la marche* (*Ann. des sc. natur.*, Paris, 1872, extrait 93 p.). — CASTEX. *Soulèvement du corps sur les pieds* (*B. B.*, 1900, 187-189 et *Journ. de physiol. et de path. génér.*, III, 1901, 349-362 et 375-383). — CHABRY. *Mécanisme du saut* (*Journ. de l'anat. et de la physiol.*, 1883, XIX, 538-550); — *Poussée verticale que l'homme exerce sur le sol pendant ses mouvements* (*B. B.*, 1884, 386-388). — CHAINE (J.). *Station bipède et muscles fessiers* (*C. R.*, 1910, CL, 551-553). — COMTE (C.). et REGNAULT (F.). *Marche et course en flexion* (*Arch. de physiol.*, 1896, 380-389 et *Bull. Soc. d'anthropol.*, 1896, 337-342). — DEMENY (G.). *Rôle mécanique des muscles antagonistes dans les actes de locomotion* (*Arch. de physiol.*, 1890, 747; 1891, 267-272). — DEWÈVRE. *Étude sur le rôle de l'élasticité de la voûte plantaire dans le mécanisme de la marche et sur la physiologie du pied plat*, 22, 6 fig. — BOIS-REYMOND (R. DU). *Zur Physiologie des Springens* (*Arch. Anat. Physiol. physiol. Abt.*, 1905, *Suppl.* 329-340, 434-435). — *Beitrag zur Lehre vom Stehen* (*Arch. f. Physiol.*, 1897, 376-378); — *Die Grenzen der Unterstützungsfläche beim Stehen* (*ibid.*, 1900, 562-564). — *Specielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre*, in-8, Berlin, 1903. Hirschwald. — FERRIER (J.-F.). *De l'élargissement du pied pendant la marche* (*B. B.*, 1901, 721). — FICK (L.). *Beitrag zur Mechanik des Gehens* (*Arch. f. An. Physiol. und med. Wiss.*, 1853, 49-55). — FICK. *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln* (Jena, G. Fischer, 1904, in-8). — FISCHER (O.). *Neues Modell zur Veranschaulichung der Bewegungen beim Gange des Menschen* (*Arch. f. Anat.*, 1895, 257-264) et *Sächs. Ges. der Wissensch.* (Leipzig, 101, XXVI, 85-170) et *Phil. Studien*, 1902, XIX, 128-163). — FOA (Carlo). *Analogia fra il movimento degli arti superiori dell' uomo e quello degli arti anteriori di alcuni mammiferi nella marcia* (*Accad. Sc. Torino*, XLII, 266-272, 6 fig.). — GAMGEE (J.). *On the action of the horse* (*Journ. Anat. and Physiol.*, 1869, III, 370; 1870, IV, 235). — GATTI (Ludovico). *Ricerche di fisiologia e di fisiologia comparata sulla funzione dei muscoli delle docciature vertebrali nell'uomo e negli animali. Studio sulla locomozione terrestre* (*Arch. Fisiol.*, XI, 301-322, 4 tav., 5 fig.). — GERDY (N.). *Mém. sur le mécanisme de la marche de l'homme* (*Journ. de physiol. expér.*, 1829, IX, 1-28). — GERHARTZ (Heinrich). *Experimentelle Studien über den aufrechten Gang.* (*Arch. 'ges. Physiol.*, CXXXVIII, 19-84, 30 fig.). — GILLES DE LA TOURETTE. *Études cliniques et physiologiques sur la marche* (*Méthode des empreintes*, in-8, Paris, 1886, 75). — GIRAUD-TEULON. *Progrès réalisés dans l'histoire des mécanismes de la locomotion chez l'homme, par la méthode des inscriptions graphiques de Marey* (*Bull. de l'Ac. de méd. de Paris*, 1883, 1028-1054); — *Art. Locomotion du Dict. encycl. des sciences médicales*, 1869, 757-809. — GOUPIL. *La contractilité musculaire étant donnée, considérer les muscles en action, particulièrement dans la station, dans la progression, dans le saut, dans l'action de saisir et de grimper* (*Diss.* in-4, Strasbourg, 1833). — GRÜTZNER (P.). *Ueber den Mechanismus des Zehenstandes* (*A. g. P.*, 1898, LXXIII, 607-641). — GUILLEMIN (A.). *Les leviers dans l'organisme* (*C. R.*, CXLVI, 1908, 652-654). — HARLESS. *Die statischen Momente der menscheichen Gliedmassen*, in-4. München, 1857. — LALLIÉ (Norbert). *Les variations dans la vitesse de la marche* (*Cosmos*, Paris, 1912, LXVI, 707-708). — HASE (P.) et HASE (E.). *Was erzwang den dauernd aufrechten Gang des Menschen?* (*Prometheus, Jahrg.*, 1910, 145-150, 2 fig). — IMBERT (A.). *Mécanisme de*

l'équilibre et soulèvement du corps sur la pointe des pieds (*Journ. de physiol. et de path. gén.*, 1900, II, 11-23). — JENDRASSIK. *Klinische Beiträge zum Studium der normalen und patholog. Gangarten* (*D. Arch. f. Klin. Med.*, 1901, LXX, 81-132). — KOSTER (W.). *Sur quelques points de la mécanique du corps humain* (*Arch. néerland. des sc. ex. et natur.*, 1867, II, 88-114). — LE HELLO (P.). *Actions musculaires locomotrices* (*Journ. Anat. Physiol.*, 1908, 65-86, 9 fig.). — LEVY-DORN. *Projection kinematographischer Röntgenbilder* (*Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 1905, Suppl., 435-436). — LINDHARD (J.). *On the static Action of the Triceps surae with some Remarks on the mechanical Effect of Flat-foot* (*Skand. Arch. Physiol.*, 1912, XXVII, 295-303, 4 fig.). — LUCHSINGER (B.). *Zur Lage der Gleichgèwichtscentren.* (*A. g. P.*, 1884, XXXIV, 289). — MAHOUDEAU. *La locomotion bipède et la caractéristique des hominiens* (*Rev. mens. de l'Éc. d'anthropol.*, Paris, 1896, VI, 233-249). — MAIOCCO (Francesco-Luigi). *Del lavoro che gli animali compiono per portare il proprio peso* (*Ann. Accad. Agric. Torino*, 1906, XLVIII, 77-89). — MAREY. *Les mouvements articulaires étudiés par la photographie* (*Rev. Scient.*, 1894, 4 s., I, 775-778); — *Représentation des attitudes de la locomotion au moyen des figures en relief* (*C. R.*, 1888, CVI, 1634-1636); — *Etudes sur la marche de l'homme* (*C. R.*, 1880, XCI, 261-263; 1884, XCVIII, 1208-1215; XCIX, 732-737; 1885, C, 1359-1363); — *De la locomotion terrestre chez les bipèdes et les quadrupèdes* (*J. de l'Anat. et de la Phys.*, 1873, 42-80); — *La photochronographie et ses applications à l'analyse des phénomènes physiologiques* (*Arch. de Phys.*, 1889, 508-517). — MAREY et DEMENY. *Locomotion humaine* (*C. R.*, 1885, 489-494, 905-909, 910-915; et 1886, 509-513). — MARTIN (B.-W.). *Does man use his arms in locomotion* (*Nature*, 1901, LXV, 80). — MICHEL (Aug.). *Les leviers dans l'organisme* (*C. R.*, 1908, CXLVI, 900-901). — MOMBURG. *Zur Frage der Stützpunkte des Fusses beim Gehen und Stehen* (*Deutsche med. Wochenschr.*, 1913, XXXIX, 272 *et ibid.*, 1909, 148-149, 487). — MOROKHOWETZ (L.), SAMOJLOFF (A.) et JUDIN (A.). *Die Chronophotographie im physiologischen Institute der K. Universität in Moskau* (Moskau, 1900, in-8., 20). — MUSKAT (G.). *Beitrag sur Lehre vom menschlichen Stehen* (*Arch. f. Physiol.*, 1900, 285-291). — MUYBRIDGE (E.). *The attitudes of animals in motion, illustrated with the Zoopraxiscope* (*Royal Institution of Great Britain, 13 March* 1882, in-8, London, 13). — ONIMUS. *Étude physiologique et clinique des surfaces en contact avec le sol.* (*Rev. de méd.*, 1881, I, 650-670). — PARI (G.-A.) et FARINI (A.). *Contribution à la connaissance de l'innervation des muscles antagonistes du squelette* (*Atti R. Ist. Veneto Sc. Lett. Art.*, 64 (*Arch. ital. Biol.*, 1905, XLIII, 441-452). — PHILIPPOW (A.). *Physiologie und Hygiene des Sitzens* (*Physiol. russe*, 1907, V, 157-164). — PROMPT. *Rech. sur la théorie de la marche* (*B. B.*, 1868, 77-112). — REGNAULT (Félix). *La locomotion chez l'homme* (*Journ. Physiol. Path. gén.*, 1913, XV, 46-61); — *Analyse des genres de marches, de pas gymnastiques et de courses*; — *De l'emploi du métronome de poche dans la marche* (*B. B.*, 1913, 283-284); — *Le pas gymnastique* (*B. B.*, 1911, 788-789); — *Les courses rapides* (*B. B.*, 1911, 620-622). — DE RENZI (E.). *Le oscillazioni del corpo nel cammino* (*Riv. clinica*, 1888, XXVII, 113-118). — REYNOLDS (Edward) et W. LOVETT (Robert). *A method of determining the position of the centre of gravity in its relation to certain bony landmarks in the erect position* (*Amer. Journ. Physiol.*, 1909, XXIV, 286-293). — RICHER (P.). *De la forme du corps en mouvement* (*Nouv. icon. de la Salpêtrière*, 1895, VIII, 122-135); — *De quelques variétés de la marche et de la course* (*Ibid.*, 1898, XI, 65-82). — RICHERAND (A.). *Premier mémoire sur la station* (*Mém. soc. méd. d'émulation*, Paris, 1800, III, 161-177). — ROHMER. *Variations de formes normales et pathologiques de la plante du pied, étudiées par la méthode graphique*, in-8, Paris, O. Doin, édit., 1880. — ROSCHDESTWENSKI (J.) et FICK (R.). *Ueber die Bewegungen im Hüftgelenk und die Arbeitsleistung der Hüftenmuskeln* (*Arch. Anat. Physiol. anat. Abt.*, 1913, 365-456). — ROULIN, *Rech. théor. et expérim. sur le mécanisme des mouvements et des attitudes de l'homme* (*Journ. de physiol. expér.*, 1821, I, 209, 301; 1822, II, 45, 156, 283). — SCHERB (Richard). *Zur Frage der dorsalflektierenden Wirkung des M. peroneus brevis am Fuss und über seine Stellung in der Lehre von der Koordination* (*Zeitschr. orthop. Chir.*, XXXI, 32-42). — STRASSER (H.). *Ueber die Grundbedingungen der activen Locomotion* (*Naturforsch. Ges. zu Halle*, 1880, XV, 121-196). — VIERORDT (H.). *Die zeitlichen Verhältnisse des Gehens* (*A. g. P.*, 1887, XLI, 489-504). — VIRCHORD (H.). *Graphische und plastische Aufnahme des Fusses* (*Verhandl. der Berliner anthropologischen Gesellschaft*, 1886, 118-124). — VOLKMANN (A.-W.). *Von der Drehbewegung des Menschen* (*Arch. f. path. Anat.*, 1872, LVI, 467-504). — VÖTSCH. *Ueber die verschiedenen Gangarten der Menschen, ihre*

Ursachen und Folgen (*Med. Cors. Bl. der württember artzl. Ver.*, 1863, xxxiii, 44, 51, 60, 69, 74, 84, 99, 108, 148, 156, 171). — Wagner (R.). *Ueber die Bewegung der vierfüssigen Thiere aus den Gattungen equus, bos, cervus, etc.* (*A. f. Anat. und Entw.*, 1877, 424-433). — Weiss (G.). *Les travaux de W. Braune et O. Fischer sur la mécanique animale* (*Rev. gén. d. sc. pures et appliq.*, Paris, 1903, xiv, 1205-1211). — Winslow. *Observat. anatomiques sur la rotation, la pronation, la supination et d'autres mouvements en rond* (*Ac. roy. des sciences de Paris*, 1731, 1733).

LOEB (Jacques), professeur à l'Université de Stanford (Californie).

Bibliographie. — 1° Ouvrages.

Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg, 1869; — *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Heteromorphose.* Würzburg, 1890; — *II. Organbildung und Wachsthum.* Würzburg, 1891; — *Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere.* (207. Leipzig, Johann Ambrosius Barth, 1899); — *Studies in General Physiology.* 2 vol., Chicago, 1906; — *Vorlesungen ueber die Dynamik der Lebenserscheinungen.* Leipzig, 1906; — *Untersuchungen ueber künstliche Parthenogenese.* Leipzig, 1906; — *Der chemische Charakter des Befruchtungsvorgangs und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen.* Leipzig, 1908; — *Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies* (*Künstliche Parthenogenese.* Berlin, 1909); — *Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie. Vortrag.* Leipzig, 1909); — *Ueber das Wesen der formativen Reizung* (Berlin, Jules Springer, 1909).

2° Mémoires divers.

Die Sehstörungen nach Verletzung der Grosshirnrinde (*A. g. P.*, xxxiv, 1884, 67-114 et 115-172); — *Die elementaren Störungen einfacher Funktionen nach oberflächlicher, umschriebener Verletzung des Grosshirns* (*A. g. P.*, xxxvii, 1885, 51-56); — *Beiträge zur Physiologie des Grosshirns* (*A. g. P.*, xxxix, 1886, 265-346); — *Muskelthätigkeit als Maass psychischer Thätigkeit* (*Vorläufige Mitteilung, A. g. P.*, xxxix, 1886, 592-597); — *Ueber die optische Inversion ebener Linearzeichnungen bei einäugiger Betrachtung* (*A. g. P.*, xl, 1887, 274-282); — *Persönliche Bemerkungen*, (*A. g. P.*, 395-396); — *Untersuchungen ueber den Fühlraum der Hand. I. Mitteilung: Gleiche Fühlstrecken* (*A. g. P.*, xli, 1887, 107-127); — *Dioptrische Fehler des Auges als Hülfsmittel der monocularen Tiefenwahrnehmung* (*A. g. P.*, 371-372); — *Die Orientirung der Thiere gegen das Licht.* (*Thierischer Heliotropismus, Sitz. der Würzburger Phys.-med. Gesellschaft*, 1888); — *Die Orientirung der Thiere gegen die Schwerkraft der Erde. Thierischer Geotropismus.* (*Sitz. der Würzburger Phys.-med. Gesellschaft*, 1888); — *Der Einfluss des Lichtes auf die Oxydationsvorgänge in thierischen Organismen* (*A. g. P.*, xlii, 1888, 393-407); — *Untersuchungen ueber die Orientierung im Fühlraum der Hand und im Blickraum* (*A. g. P.*, xlvi, 1890, 1-46); — *Weitere Untersuchungen ueber dem Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen* (*Heliotropische Krümmungen bei Thieren*) (*A. g. P.*, xlvii, 1890, 391-416); — *Ueber Geotropismus bei Thieren* (*A. g. P.*, xlix, 1891, 175-189); — *Ueber den Antheil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziirten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten* (*A. g. P.*, l, 1881, 66-83); — *Experiments on Cleavage* (*Journ. of Morphology*, vii, 1892, 253-262); — *A Contribution to the Physiology of Coloration in Animals* (*Journ. of Morphology*, viii, 1893, 161-164); — *Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt* (*A. g. P.*, liv, 1893, 81-107); — *Ueber die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf* (*A. g. P.*, 525-531); — *Ueber eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen* (*A. g. P.*, lv, 1894 (525-530); — *Ueber die relative Empfindlichkeit von Fischembryonen gegen Sauerstoffmangel und Wasserentziehung* (*A. g. P.*, 530-541); — *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer* (*A. g. P.*, liv, 1894, 246-269); — *Ueber die Entstehung der Activitäts-Hypertrophie der Muskeln* (*A. g. P.*, 270-272); — *On some Facts and Principles of Physiological Morphology.* (*Wood's Holl Biological Lectures*, 1894, 37-61); — *On the Influence of Light on the Periodic Depth Migrations of Pelagic Animals.* (*Report of the United States Fish Commission*, 1894); — *Ueber die Grenzen der Theilbarkeit der Eisubstans* (*A. g. P.*, lix, 1894, 379-394); — *Zur Physiologie und Psychologie der Actinien* (*A. g. P.*, lix, 1895, 415-420); — *On the limits*

of Divisibility of Living Matter. (Wood's Holl Biological Lectures, 1895, 85-65); — Ueber den Nachweis von Contrasterscheinungen im Gebiete der Raumempfindungen des Auges (A. g. P.. LX, 1895, 509-518); — Untersuchungen ueber die physiologischen Wirkungen des Säuerstoffmangels (A. g. P., LXII, 1895, 249-294); — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Thieren (A. g. P., LXIII, 1896, 273-292); — Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei hervorgehenden Doppelbildungen (Arch. für Entwicklungsmechanik, I, 1895, 453-472); — Bemerkungen ueber Regeneration (Arch. für Entwicklungsmechanik, II, 1896, 250-256); — Ueber Kerntheillung ohne Zelltheilung (Arch. für Entwicklungsmechanik, II, 1896, 293-300); — Zur Theorie des Galvanotropismus. III. Mittheilung. Ueber die polare Erregung der Hautdrüsen von Amblystoma durch den konstanten Strom (A. g. P., LXV, 1896, 308-316); — Ueber die physiologische Wirkung elektrischer Wellen (A. g. P., LXIX, 1897, 99-114); — Einige Bemerkungen ueber den Begriff, die Geschichte und Literatur der allgemeinen Physiologie (A. g. P., 249-267); — Ueber die angebliche erregende Wirkung electrischer Strahlen auf die Nerven (C. P., XI, 1897, 401-403); — Ueber Kontrasterscheinungen im Gebiete der Raumempfindungen (Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, XVI, 1897, 298-299); — On Egg-Structure and the Heredity of Instincts (The Monist, VII, 1897, 481-493); — Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? (Archiv für Entwicklungsmechanik, IV, 1897, 502-505); — Zur Theorie der physiologischen Licht und Schwerkraftwirkungen (A. g. P., LXVI, 1897, 439-466); — Zur Theorie des Galvanotropismus. V. Mittheilung. Influenzversuche (A. g. P., LXVII, 1897, 483-491); — Physiologische Untersuchungen ueber Ionenwirkungen. Versuche am Muskel (A. g. P., LXIX, 1897, 1-27; LXXI, 1898, 457-476); — The Heredity of the Marking in Fish Embryos. (Wood's Holl Biological Lectures, 1898, 227-234); — Biological Problems of to day (Physiology, Science, New Series, VII, 1898, 154-156); — Assimilation and Heredity (The Monist, VIII, 1898, 547-555); — Ueber den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachsthum (Archiv für Entwicklungsmechanik, VII, 1898, 631-641); — Ueber die physiologische Wirkung von Alkalien und Saueren in starker Verdünnung (A. g. P., LXXIII, 1898, 422-436); — Ueber die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen, und die Entstehung der Blastula (Arch. für Entwicklungsmechanik, VIII, 1899, 463-372); — On the Nature of the Process of Fertilization and the Artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the unfertilized Eggs of the Sea Urchin (American Journ. of Physiol., III, 1899, 135-138); — Ueber die Aehnlichkeit der Flüssigkeitsresorption in Muskeln und Seifen (A. g. P., LXXV, 1899, 303-309); — Ueber Ionen welche rythmische Zuckungen der Skelettmuskeln hervorrufen. (Festschrift für Professor Fick, Braunschweig, 1809, 101-119); — Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? (Arch. für Entwicklungsmechanik, VIII, 1899, 689-693); — On Ion-Proteid Compounds and their Role in the Mechanics of Life Phenomena. I. The Poisonous Character of a Pure NaCl-Solution (Americ. Journ. of Physiol., III, 1900, 327-338); — On the Different Effects of Ions upon Myogenic and Neurogenic Rhythmical Contractions and upon Embryonic and Muscular Tissue (Americ. Journ. of Physiol., 383-396); — The Artificial Production of normal Larvae from the unfertilized Eggs of the Sea Urchin (Arbacia) (Americ. Journ. of Physiol., 434-471); — On Artificial Parthenogenesis in Sea Urchins (Science, New Series, XI, 1900, 612-614); — On the Transformation and Regeneration of Organs (Americ. Journ. Physiol., IV, 1900, 60-68); — Further Experiments on Artificial Parthenogenesis and the Nature of the Process of Fertilization (Americ. Journ. of Physiol., 178-184); — Artificial Parthenogenesis in Annelids (Science, New Series, XII, 1900, 1-2); — Ueber die Bedeutung der C und K-Ionen für die Herzthätigkeit (A. g. P., LXXX, 1900, 229-232); — Experiments on Artificial Parthenogenesis in Annelids (Chaetopterus) and the Nature of the Process of Fertilization (Americ. Journ. of Physiol., W, 1901, 423-439); — On an apparently New Form of Muscular Irritability (Contact Irritability?) produced by solution of Salts (preferably sodium salts) whose Anions are liable to form Insoluble Calcium Compounds (Americ. Journ. of Physiol., V, 1901, 361-373); — Ueber den Einfluss der Werthigkeit und möglicher Weise der elektrischen Ladung von Ionen auf ihre antitoxische Wirkung (A. g. P., LXXXVIII, 1901, 68-78); — Studies on the Physiological Effects of the Valency and Possibly of the Electrical Charges of Ions. I. The Toxic and Antitoxic Effects of Ions as a Function of their Valency and possibly of their Electrical Charge (Americ. Journ. of Physiol., VI, 1902, 411-433); — Ist

die erregende und hemmende Wirhung der Ionen eine Function ihrer elektrischen Ladung? (*A. g. P.*, 91, 1902, 248-264); — *Ueber Methoden und Fehlerquellen der Versuche ueber künstliche Parthenogenese* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XIII, 1902, 481-486); — *On the Produktion and Suppression of Muscular Twitchings and Hypersensitiveness of the Skin by Electrolytes* (*The University of Chicago Decennial Publications, First Series*, X, 1-13); — *Zusammenstellung der Ergebnisse einiger Arbeiten ueber die Dynamik des thierischen Wachsthums* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XV, 1903, 669-678); — *Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei* (*Asterias Forbesii*) *und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung* (*A. g. P.*, XCIII, 1903, 59-76); — *Ueber den segmentalen Charakter des Athemcentrums in der Medulla oblongata der Warmbluter* (*A. g. P.*, XCVI, 1903, 536-540); — *Ueber die relative Giftigkeit von destillirtem Wasser, Zuckerlösungen von einzelnen Bestandtheilen des Seewassers für Seethiere* (*A. g. P.*, XCVII, 1903, 394-409); — *Ueber die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen* (*A. g. P.*, XCIX, 190, 323-356); — *Ueber die Reaction des Seewassers und die Rolle der Hydroxylionen bei der Befruchtung der Seeigeleier* (*A. g. P.*, XCIX 627-638); — *On a Method by which the Eggs of a Sea Urchin* (*Strongylocentrotus Purpuratus*) *can be fertilised with the Sperm of Starfish* (*Asterias ochracea*) (*University of California Publications*, I, 1903, 1-3); — *Artificial Parthenogenesis in Molluscs* (*Ibid.*, I, 1903, 7-9); — *The Limitations of Biological Research* (*Ibid.*, 33-37); — *Further Experiments on the Fertilization of the Egg of the Sea Urchin with Sperm of various species of Starfish and a Holothurian* (*Ibid.*, I, 1904, 83-85); — *Ueber den Einfluss der Hydroxyl und Wasserstoffionen auf die Regeneration und das Wachsthum der Tubularien* (*A. g. P.*, CI, 1904, 340-348); — *The Possible Influence of the sign of their Electrical Charge in the Presence of Acid and Alkalis* (*University of California Publications*, I, 904, 149-150); — *Ueber dynamische Umstände, welche bei der Bestimmung der morphologischen Polarität der Organismen mitwirken. I. Mitteilung* (*A. g. P.*, CII, 1904, 152-162); *Ueber Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigeleis* (*A. g. P.*, CIII, 1994, 257-265); — *Ueber die Lösungen in welchem sich die Seeigeleier zu entwickeln vermögen* (*A. g. P.*, CIII, 1904, 503-509); — *The Control of Heliotropic Reactions in fresh water Crustaceans by Chemicals, especially* CO_2 (*University of California Publications*, II, 1904, 1-3); — *Weitere Versuche ueber heterogene Hybridisation bei Echinodermen* (*A. g. P.*, CIV, 1904, 325-350); — *Weitere Bemerkungen zur Theorie der antagonistischen Salzwirkungen* (*A. g. P.*, CVII, 1905, 252-262); — *On an improved Method of artificial Parthenogenesis* (*First Communication, University of California Publications*, II, 1905, 83-86); — *On an improved method artificial Parthenogenesis* (*Second Communication* (*Ibid.*, 89-92); — *On an improved method of artificial Parthenogenesis* (*Third communication, Ibid.*, 113-123); — *Artificial Membrane-Formation and Chemical Fertilization in a Starfish* (*Asterina*) (*Ibid.*, 147-158); — *On Chemical Methods by which the eggs of a Mollusc* (*Lottia Gigantea*) *can be caused to become Mature* (*Ibid.*, III, 1905, 1-8); — *On the Changes in the Nerve and Muscle which seem to underlie the Electrotonic Effects of the Galvanic Current* (*Ibid.*, 9-15); — *The Toxicity of Atmospheric Oxygen for the Eggs of the Sea Urchins* (*Strongylocentrotus Purpuratus*) *after the Process of Membrane formation* (*Ibid.*, 33-37); — *On the Counteraction of the Toxic Effect of Hypertonic solutions upon the fertilized and unfertilized Egg of the Sea Urchin by Lack of Oxygen* (*Ibid.*, 49-56); — *The Stimulating and Inhibitory Effects of Magnesium and Calcium upon the Rhythmical contractions of a Jelly-Fish* (*Polyorchis*) (*Journal of Biological Chemistry*, I, 1906, 427-436); — *Versuche ueber den chemischen Character des Befruchtungsvorgangs* (*Bioch. Zeitschr.*, I, 1906, 183-206); — *Weitere Beobachtungen ueber den Einfluss der Befruchtung und der Zahl der Zellkerne auf die Säurebildung im Ei* (*Bioch. Zeitschr.*, II, 1906, 34-42); — *Ueber die Ursachen der Giftigkeit einer reinen Chlornatriumlösung und ihrer Entgiftung durch* K *und* Ca (*Biochem. Zeitsch.*, II, 1806, 81-110); — *Ueber die Hemmung der toxischen Wirkung hypertonischer Lösungen auf das Seeigelei durch Sauerstoffmangel und Cyankalium* (*A. g. P.*, 1906, 487-511); — *Ueber die Erregung von positiven Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen* (*A. g. P.*, CXV, 1906, 564-581); — *Ueber die anticytolytische Wirkung von Salzer mit zweiwertigen Metallen* (*Bioch. Zeitschr.*. V, 1907, 351-357); — *Ueber die Superposition von künstlicher Parthenogenese und Samenbefruchtung in demselben Ei* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XXIII, 1907, 479-486); — *Concerning the Theory of Tropisms* (*Journal of Experimental Zoology*, IV, 1907, 151-156); — *On the Pro-*

duction of a fertilization Membrane in the Egg of the Sea Urchin with the Blood of certain Gephyrean Worms (*University of California Publications*, III, 1907, 57-58); — *Ueber die Ursache der electrotonischen Erregbarkeitsänderung im Nerven* (*A. g. P.*, CXVI, 1907, 193-202); — *Ueber die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei den auf der Drehscheibe ausgelösten compensatorischen Kopfbewegungen* (*A. g. P.*, CXVI, 378-374); — *Weitere Versuche ueber die Nothwendigkeit von freiem Sauerstoff für die entwicklungserregende Wirkung hypertonischer Lösungen* (*A. g. P.*, CXVIII, 1907, 30-35); — *Ueber die Hervorrufung der Membranbildung beim Seeigelei durch das Blut gewisser Würmer* (*Sipunculiden*) (*A. g. P.*, CXVIII, 1907, 36-41); — *Zur Analyse der osmotischen Entwicklungserregung unbefruchteter Seeigeleier* (*A. g. P.*, CXVIII, 1907, 181-204); — *Ueber die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenese* (*A. g. P.*, CXVIII, 1907, 572-582); — *Ueber den Unterschied zwischen isosmotischen und isotonischen Lösungen bei der künstlichen Parthenogenese* (*Bioch. Zeitschr.*, XI, 1908, 144-160); — *A new Proof of the Permeability of Cells for Salts or Ions* (*University of California Publications*, III, 1908, 81-86); — *Ueber die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigelei* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XXVI, 1988, 82-88); — *Ueber den Mechanismus der Agglutination* (*Zeitschrift für Chemie und Industrie der Kolloide*, III, 1908); — *Ueber die Hervorrufung der Membranbildung und Entwicklung beim Seeigelei durch das Blutserum von Kaninchen und durch cytolytische Stoffe* (*A. g. P.*, CXXII, 1908, 196-202); — *Ueber die Entwicklungserregung unbefruchteter Annelideneier* (*Polynoe*) *mittelst Saponin und Solanin* (*A. g. P.*, CXXII, 448-450); — *Weitere Versuche ueber die Entwicklungserregung des Seeigeleies durch das Blutserum von Säugthieren.* (*A. g. P.*, CXXIV, 1908, 37-51). — *Ueber den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Thiere und ueber die Ursache des natürlichen Todes* (*A. g. P.*, CXXIV, 1908, 411-426); — *Ueber die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei* (*Strongylocentrotus franciscanus*) *und Molluskensamen* (*Chlorostoma funebrale*) (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XXVI, 1908, 467-482); — *Ueber Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Thiere* (*Biol. Centr.*, XXVIII, 1908, 732-736); — *Ueber die chemischen Bedingungen für die Entstehung einiger Zwillinge beim Seeigel* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XXVII, 1909, 119-140); — *Die künstliche Parthenogenese* (*Handbuch der Biochemie*, II, 1909, 79-103); — *Ueber physiologische Ionenwirkungen, insbesondere die Bedeutung der* Na, Ca *und* K-*Ionen* (*Handbuch der Biochemie*, 104-141); — *Das Wesen der Entwicklungserregung des tierischen Eies* (*Zeitschr. für physik. Chemie*, LXX, 1909, 220-229); — *Chemische Konstitution und physiologische Wirksamkeit der Säuren* (*Bioch. Zeitschr.*, XV, 1909, 254-271); — *Elektrolytische Dissoziation und physiologische Wirksamkeit von Pepsin und Trypsin* (*Bioch. Zeitschr.*, XIX, 1909, 534-538); — *Chemische Konstitution und physiologische Wirksamkeit von Alkoholen und Säuren II* (*Bioch. Zeitschr.*, XXIII, 1910, 93-96); — *Die wichtigsten Methoden der künstlichen Parthenogenese* (*Handbuch der Biochemischen Arbeitsmethoden*, 1910, 1179-1184); — *Die Sensitivierung der Seeigeleier mittels Strontiumchlorid gegen die entwicklungserregende Wirkung von Zellextrakten* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, XX, 1910, 44-52); — *Ueber den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwicklung* (*Biolog. Centr.*, XX, 1910, 347-349); — *Ueber die Hemmung der Giftwirkung von Hydroxylionen auf das Seeigelei mittels Cyankalium* (*Bioch. Zeitschr.*, XXVI, 1910, 279-288); — *Ueber die Hemmung der Giftwirkung von Hydroxylionen auf das befruchtete Seeigelei mittels Sauerstoffmangel* (*Ibid.*, 289-292); — *Ueber die Hemmung der zerstörenden Wirkung neutraler Salzlösungen auf das befruchtete Ei mittels Cyankalium* (*Ibid.*, 1910, XXVII, 304-310); — *Ueber den Einfluss der Konzentration der Hydroxylionen in einer Chlornatriumlösung auf die relative entgiftende Wirkung von Kalium und Calcium* (*Ibid.*, XXVIII, 1910, 176-180); — *Die Hemmung verschiedener Giftwirkungen auf das befruchtete Seeigelei durch Hemmung der Oxydation in demselben* (*Ibid.*, XXIX, 1910, 80-95); — *The Prevention of the Toxic Action of various Agencies upon the Fertilized Egg through the Suppression of Oxidation in the Cell* (*Science, N. S.*, XXXII, 411-412); — *The Role of Alkali in the Development of the Sea Urchin* (*Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*, VII, 1910, 119-120); — *How can the Process underlying Membrane Formation cause the Development of the Egg?* (*Ibid.*, 120-121).

3° **Mémoires en collaboration.**

L, et V. Koranyi. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf den zeitlichen Verlauf der*

geradlinigen Willkürbewegungen unseres Armes (*Archiv für die gesammte Physiologie*, xxxxvi, 1890, 101-114); — — *Ueber Störungen der compensatorischen und spontanen Bewegungen nach Verletzung des Grosshirns* (*Ibid.*, xxxxviii, 1891, 423-430). — L. et Irwing Hardesty. *Ueber die Localisation der Athmung in der Zelle* (*Ibid.*, lxi, 1895, 583-594). — L. et S. S. Maxwell. *Zur Theorie des Galvanotropismus. I. Mittheilung* (*Ibid.*, lxiii, 1896, 121-144); — — *Further Pvoof of the Identity of Heliotropism in Animals and Plants* (*University of California Publications*, iii, 1910, 195-197). — L. et W. E. Garrey. *Zur Theorie des Galvanotropismus. II. Mittheilung* (*A. g. P.*, lxv, 1896, 41-47). — L. et Sidney P. Budgett. *Zur Theorie des Galvanotropismus, IV. Mittheilung. Ueber die Ausscheidung electropositiver Ionen an der äusseren Anodenfläche protoplasmatischer Gebilde als Ursache der Abweichungen von Pflügerschen Erregungsgesetz* (*A. g. P.*, 1897, 518-534). — L., Martin Fischer et Hugs Neilhon. *Weitere Versuche ueber künstliche Parthenogenese* (*A. g. P.*, lxxxvii, 1901, 1-3). — L. et Warren H. Lewis. *On the Prolongation of the Life of the Unfertilized Eggs of Sea Urchins by Potassium Cyanide* (*Americ. Journ. of Physiol.*, vi, 1902, 305-317). — L. et William J. Gies. *Weitere Untersuchungen ueber die entgiftenden Ionenwirkungen und die Rolle der Werthigkeit der Kationen bei diesen Vorgängen* (*A. g. P.*, xciii, 1902, 246-268). — L. O. W. M. Redman King et A. R. Moore. *Ueber die Dominanzerscheinungen bei den hybriden Pluteen des Seeigele* (*Arch. für Entwicklungsmechanik*, 69, 1910, 354-362). — L. et Hardolph Wastenfys. *Warum hemt Natriumcyanid die Giftwirkung einer Chlordatriumlösung für das Seeigelei?* (*Bioch. Zeitschr.*, xxviii, 1910, 340-349). — L. et Hardolph Wasteneys. *Ist der Stillstand rhythmischer Kontraktionen in einer reinen Chlornatriumlösung durch Erhohung der Oxydationsgeschwindigkeit bedingt?* (*Biochem. Zeitschr.*, xxviii, 1910, 350-352); — *Weitere Bemerkungen ueber den Zusammenhang zwischen Oxydationsgrösse und Cytolyse der Seeigeleier* (*Ibid.*, xxxi, 1911, 168); — *Die Entgiftung von Kaliumsalzen durch Natriumsalze* (*Ibid.*, xxxi, 1911, 450-477).

LOLIINE. — Substance mal déterminée, peut-être alcaloïde, que P. Antze a extraite du *Lolium temulentum* (ivraie enivrante). On dit que c'est la seule graminée qui produise une substance toxique. L'ivraie contient, en même temps que la loliine (alcaloïde volatil) un alcaloïde fixe (témulentine) et un acide, l'acide témulentique ($C^{12}H^{42}NO^{19}$). Dans certains cas d'empoisonnement observés chez l'homme, on a noté du vertige, de la céphalalgie, des bourdonnements d'oreille, et un état général d'ivresse avec ataxie du mouvement. Chez le chien, même à dose assez forte, la décoction de Lolium ne produit pas la mort. Chez le lapin l'injection sous-cutanée de 0 gr. 04 de témulentine est toxique et tue avec hypothermie; en même temps apparaissent des désordres de la moricité et des troubles respiratoires. Il est probable que la plupart des effets du L. sont dus à la témuline, plus qu'à la loliine (v. **Témuline**).

Baillet et Filhol. *Etude sur l'ivraie enivrante* (*L. temulentum*) *et sur quelques autres espèces du genre Lolium* (*Toulouse*, 8°, *1804*). Antze (P.). *L. temulentum in pharmakologisscher, chemicher und toxicologischer Hinsicht* (*A. P. P.*, xxviii, 1890, 126-145). — Bargellini (D.). *Sulle proprieta tossiche e medicinali del L.* (*Orosi*, 1887, x, 73-76). — Freemann (E. M.). *The seed fungus of L. temulentum* (*Phil. Transact.*, 1903, cxcvi, 1-27). — Grillo-Sugli. *Effecti novici del principio segalino sull'organismo animale* (8°, Avellino, 1887). — Lönnberg (I.). *L. som giftväxt* (*Upsala Läkar-Forh.*, 1890, 330-341). — Fleming (G.). *The toxical properties of L. temulentum and L. linicola* (*Edinb. med. Journ.*, 1875, xxi, 138, 234, 308). — *Vergiftung durch Taumelloch* (in *Woch. f. d. ges. Heilk.*, 1850, 92; et 1835, 614). — Ruspini. *Observat. d'empoisonnement* (*J. de chim. méd.*, 1844, x, 80-82). — Voir aussi *Dublin med. Press*, 1854, xxxi, 28, et *Gazz. med. lomb.*, 1855, 216 et 255.

LOMATIOL. — Matière colorante, analogue au laputol, extraite de *Lomatia ilicifolia*.

LONGET (François-Achille), né à Saint-Germain-en-Laye, le 25 mai 1811, mort à Bordeaux le 20 avril 1871, fit à Paris de brillantes études médicales; il était interne des hôpitaux sous Dupuytren en 1831 et soutint en 1835 une thèse « *sur les exhalations sanguines des méninges* ». Élève de Magendie, il institua à l'Ecole pratique de la Faculté de médecine des cours particuliers qui obtinrent, pendant une

dizaine d'années, le plus grand succès : c'est en instituant et en répétant devant les auditeurs de ces cours libres les expériences classiques de la physiologie que Longet fut amené à des recherches nouvelles. Celles-ci furent dirigées d'abord vers l'anatomie et la physiologie du système nerveux; il démontra la persistance de l'excitabilité dans les muscles pendant plusieurs semaines après section de leur nerf moteur; dès 1840, avec Matteucci, il étudia les *Rapports entre le sens du courant électrique et les contractions musculaires dues à ce courant;* il établit l'existence de nerfs mixtes et la distinction entre les faisceaux antérieurs, exclusivement moteurs, de la moelle épinière et les faisceaux postérieurs exclusivement sensitifs; il compléta ainsi l'ancienne découverte de Charles Bell (1811).

En 1841 parurent ses recherches expérimentales : 1° *sur les conditions nécessaires à l'entretien et à la manifestation de l'irritabilité musculaire, avec application à la pathologie;* 2° *sur les fonctions de l'épiglotte et les agents de l'occlusion de la glotte dans la déglutition, le vomissement et la rumination*; 3° *sur les fonctions des muscles et des nerfs du larynx et sur l'influence du nerf spinal ou accessoire de Willis dans la phonation;* 4° *sur les propriétés et les faisceaux de la moelle épinière et dés racines des nerfs rachidiens avec un examen historique et critique des expériences faites sur ces organes depuis Charles Bell.*

En 1842 parut le *Traité d'anatomie et de physiologie du système nerveux de l'homme et des animaux vertébrés*, ouvrage classique dans lequel Longet réunit, avec un sens critique profond et une érudition impeccable, des notions empruntées à l'anatomie normale et pathologique, à l'expérimentation physiologique et à l'observation clinique. Les grandes qualités intellectuelles de Longet ressortent avec évidence de cette étude approfondie de la structure et des fonctions du système nerveux : expérimentateur consciencieux et précis, Longet sait exposer avec une grande clarté et très sobrement les problèmes qu'il touche ; il n'accepte les opinions d'autrui qu'après les avoir contrôlées, et toute son œuvre est imprégnée d'une vivante originalité; appelé à donner chaque année un cours complet de physiologie (bien qu'il ne fût pas professeur en titre), Longet s'attache visiblement à n'avancer aucune affirmation qui ne soit étayée par des preuves expérimentales, et il se trouve amené ainsi, par la nature même de ses fonctions, à toucher à tous les chapitres de la physiologie; la diversité des titres des différents mémoires et des communications de Longet aux Sociétés savantes et à l'Académie, les articles nombreux qu'il inséra dans les *Archives médico-psychologiques*, dont il fut l'un des fondateurs, attestent ses préoccupations quotidiennes : il discute le rôle attribué au liquide céphalo-rachidien en montrant *les troubles qui surviennent dans l'équilibration, la station et la locomotion des animaux, après la section des parties molles de la nuque;* il est amené dès 1847 à s'occuper des *effets de l'inhalation de l'éther sulfurique sur le système nerveux de l'homme et des animaux;* la même année il annonce que le principe moteur de la respiration a son siège dans le faisceau gris ou intermédiaire du bulbe rachidien, il met en évidence par des expériences originales le pouvoir réflexe de la moelle épinière et l'influence de celle-ci sur les contractions du cœur. En 1852 il publie avec M. Masson un long mémoire intitulé : *Études expérimentales sur la voix et sur la production du son dans les divers instruments de musique;* en 1854 il indique une propriété singulière de l'*action du fluide séminal sur les corps gras neutres*, tels que l'huile d'olive, formant avec ce fluide une émulsion lactescente; il fait connaître en 1855 de *nouvelles recherches relatives à l'action du suc gastrique sur les matières albuminoïdes.* Il publie, la même année, un autre écrit intitulé : *Du sulfocyanure de potassium considéré comme un des éléments normaux de la salive de l'homme*, et, en 1857, un mémoire sur *le rôle du suc pancréatique dans la digestion des matières grasses.*

Dans une notice analytique rédigée par lui-même en 1860 à l'appui de sa candidature à l'Institut, Longet mentionne encore parmi ses travaux personnels des recherches : *sur la composition chimique de la salive; — sur le lieu d'origine et sur le mode d'entre-croisement des nerfs optiques; — sur des particularités relatives à la sensibilité olfactive; — sur la détermination des nerfs moteurs du voile du palais; — sur les moyens de répartition de la sensibilité générale autour des orifices sensoriaux; — sur la portion céphalique du nerf grand sympathique; — sur la véritable nature des nerfs pneumogastriques et les usages de leurs anastomoses; — sur les mouvements de l'estomac dans leurs rapports avec le*

système nerveux; — *sur la nature des mouvements propres du poumon*; — *sur l'influence du système nerveux sur les mouvements du cœur*; — *sur le siège de la faim chez les animaux supérieurs*; — *sur l'état de la glotte pendant la rumination et sur les agents de son occlusion.*

La diversité même des sujets abordés par Longet dans ses expériences et ses démonstrations devait le préparer parfaitement à rédiger un traité de physiologie qui fût un tableau méthodique et complet de sa science personnelle en même temps que de la biologie contemporaine. La première édition du *Traité de physiologie* de Longet parut en 1850, en 1860 la deuxième édition, en 1868 la troisième. Cet ouvrage eut en France et à l'étranger le plus légitime succès; la probité scientifique de l'auteur apparaît à chaque page dans les annotations bibliographiques nombreuses et toujours exactes, dans la discussion des opinions d'autrui toujours imprégnée d'une courtoisie qui n'est que la forme extérieure d'une scrupuleuse loyauté.

Le traité de physiologie de Longet est le plus complet qui ait paru en France, du moins à cette époque; parmi les ouvrages similaires publiés à l'étranger on peut le approcher de la physiologie de Johannes Müller avec laquelle il supporte avantageusement la comparaison; donner un historique complet des doctrines ayant eu cours depuis l'antiquité relativement à chacune des questions traitées, baser l'explication des phénomènes biologiques sur l'expérimentation, sur la connaissance anatomique et sur des considérations qui s'étendent à l'étude des mêmes fonctions dans la série des êtres organisés, c'était une œuvre immense à laquelle Longet, pendant quinze années, se consacra tout entier.

Il n'arriva que tardivement à occuper dans l'enseignement officiel la place pour laquelle sa compétence et ses hautes qualités professorales le désignaient depuis longtemps. Nous avons dit que, dès le début de sa carrière, en 1839, il avait institué à l'École pratique de la Faculté de médecine des cours particuliers; ce n'est qu'en 1859 qu'il fut appelé à remplacer le professeur Pierre Bérard dans la chaire de physiologie. Il consacra dès lors ses forces et son temps à cette haute mission qu'il ne devait remplir que pendant douze années; son activité se trouva limitée et par l'état précaire de sa santé et par l'insuffisance des locaux de la Faculté où il aurait voulu établir un vaste laboratoire de physiologie.

Le baron H. Larrey, qui prononça le 7 décembre 1871 le discours d'adieu au nom de l'Académie aux obsèques de Longet[1], après avoir rappelé les titres scientifiques du défunt, après avoir fait l'éloge de son caractère, émit cette opinion qu'il avait puisé dans un travail excessif les germes de la maladie de poitrine à laquelle il ne tarda pas à succomber.

On garde l'impression, après la lecture de ce discours, et surtout on l'éprouve en analysant l'œuvre de Longet, que ce grand physiologiste n'a pas eu, dans l'exercice trop court de son professorat, l'occasion de donner toute sa mesure. Son livre a heureusement compensé cette insuffisante fortune; il est un monument durable dont la grandeur est encore rehaussée par la modestie de son auteur.

Longet n'a pas attaché son nom à quelque grande découverte, mais on lui doit beaucoup de constatations originales qui sont comme autant de « petites découvertes ». Il fut le premier à signaler l'existence de la contractilité bronchique, à définir les fonctions des cordons de la moelle épinière et notamment à dire que « *la section de la portion antérieure de la moelle abolit seulement l'empire de la volonté, c'est-à-dire l'influence des lobes cérébraux sur les mouvements respiratoires*[2] ». Il est peu de chapitres de la physiologie qu'il n'ait contribué à compléter et à coordonner, car il introduisait sans cesse dans ses démonstrations et dans ses leçons des faits nouveaux que les vivisections, auxquelles il excellait, lui avaient fourni l'occasion d'observer; discute-t-il par exemple l'action du système nerveux sur la digestion, action contestée par certains auteurs, sans perdre de temps à une vaine argumentation, il va droit au fait, et montre que l'excitation des rameaux œsophagiens du pneumogastrique provoque, après cinq à six secondes, durant la digestion, les mouvements les plus intenses dans les parois

1. *Bull. de l'Acad. de méd. de Paris*, t. XXXVI, p. 1063.
2. *Traité de physiologie*, par F.-A. Longet, 2e éd. 1861, t. I, p. 663.

de l'estomac[1]. Il serait facile de multiplier de tels exemples et d'arriver par leur répétition à prouver que la physiologie moderne dans toutes ses parties expérimentales doit beaucoup aux travaux de LONGET.

Spiritualiste convaincu, se refusant à admettre que la vie puisse s'anéantir, LONGET ne touche au domaine de la philosophie que pour affirmer, dans l'Introduction de la 2e édition de son Traité, que la physiologie, loin de rendre matérialistes ceux qui la cultivent, conduit irrésistiblement à distinguer l'esprit de la matière, distinction qu'il déclare d'ailleurs être « primitive et inébranlablement établie ».

Bibliographie. — 1835. — *Quelques considérations sur les exhalations sanguines des méninges* (*Thèse*, in-4, 36 p.).

1841. — *Recherches expérimentales sur les conditions nécessaires à l'entretien et à la manifestation de l'irritabilité musculaire*, in-8, Paris, Béchet. — *Recherches expérimentales et pathologiques sur les fonctions des faisceaux de la moelle épinière.* — *Recherches expérimentales sur les fonctions de l'épiglotte et sur les agents de l'occlusion de la glotte dans la déglutition et le vomissement*, Paris, in-8, Forbin et Masson. — *Recherches sur les propriétés et les fonctions des faisceaux de la moelle épinière et des racines des nerfs*, in-8. — *Recherches expérimentales sur les fonctions des nerfs et des muscles du larynx*, in-8, Paris. Béchet.

1842. — *Anatomie et physiologie du système nerveux de l'homme et des animaux vertébrés*, 2 vol. in-8 avec planches, Paris, Forbin et Masson.

1843 à 1848. — *Nombreux articles originaux insérés dans les Annales médico-psychologiques.*

1844. — LONGET et MATTEUCCI. *Sur la relation qui existe entre le sens du courant électrique et les contractions musculaires dues à ce courant*, in-8, Paris, Forbin et Masson.

1845. — *Mémoires sur les troubles qui surviennent dans l'équilibration, la station et la locomotion après la section des parties molles de la nuque*, in-8, Paris, Forbin et Masson.

1847. — *Expériences relatives aux effets de l'inhalation de l'éther sulfurique sur le système nerveux*, in-8.

1850. — *Traité de physiologie.* La première édition (en volumes) est datée de 1850, Une 2e édition (en 2 volumes) parut en 1860 (Victor Masson). Une 3e édition, revue, corrigée et augmentée (en 3 volumes) fut publiée en 1868 et un deuxième tirage en 1873, Paris, Germer Baillière, Londres et New-York.

1855. — *Nouvelles recherches relatives à l'action du suc gastrique sur les matières albuminoïdes*, in-8, Masson.

1866. — *Mouvement circulaire de la matière dans les trois règnes, tableaux comprenant un aperçu des fonctions nutritives dans les êtres organisés*, Paris, in-fol.

P. HÉGER.

LOPTOPHORINE ($C^{13}H^{17}NO^3$). — Alcaloïde liquide extrait par HEFFTER (1896) du *Lophophora* (ou *Anhalonium*) *Lowinii*. (*D. chem. Ges.*, XXXVIII, 3754). C'est un corps convulsivant, voisin de l'anhalonine qu'on retire de la même plante.

LORÉTINE. — Acide iodoxysulfoquinoléique (V. **Quinoléine**). Ce corps a été proposé par A. CLAUS comme antiseptique, apte à remplacer l'iodoforme (*Zur Kenntniss des Loretins. D. med. Woch.*, 1894, XX, 737).

LOTOFLAVINE. ($C^{15}H^{10}O^6$). — Matière colorante jaune résultant du dédoublement de la lotusine par le ferment lotase qui se trouve dans *Lotus arabicus*) (DUNSTAN et HENRY, 1901).

LOTUSINE. — Glycoside extrait du *Lotus arabicus* ($C^{28}H^{31}NO^{16}$).

LOXOPTÉRYGINE ($C^{13}H^{17}NO$). — Alcaloïde découvert par HESSE dans l'écorce du Quebracho colorado.

1. *Traité de physiologie*, par E.-A. LONGET, 2e éd. 1861, t. I, p. 127.

LUCIANI (Luigi), professeur de physiologie à Rome.

Bibliographie. — I. Prime pubblicazioni dopo la laurea (R. Universita di Bologna e di Lipsia, 1868-1874). — 1. *Analisi fisio-patologica del tetano. Dissertazione inaug. per la laurea* (*Rivista clinica di Bologna*, 1868). — **2.** *Dell'uso del curaro nel blefarospasmo e nella fotofobia. Nota fisiologico-clinica* (*Ibid.*, 1868). — **3.** *Un caso di embolie delle arterie centrali della retina. Processo diagnostico* (*Ibid.*, 1869). — **4.** *Della cura successiva alla strabotomia* (*Ibid.*, 1869). — **5.** *Dei tessuti e degli organi erettili. Rivista anatomo-fisiologica* (*Ibid.*, 1869). — **6.** *Dell' attivita della diastole cardiaca, rilevata dai suoi effetti e dalle potenze nerveo-muscolari che la promuovono. Studi critico-sperimentali* (*Ibid.*, 1871). — **7.** *Dei fenomeni cardiaco-vascolari della febbre e della infiammazione. Rivista fisio-patologica* (*Ibid.*, 1872). — **8.** *Eine periodische Function des isolirten Froschherzens* (*Berichte der Kön. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften*, 1873). — **9.** *Sulla fisiologia degli organi centrali del cuore. Indagini sperimentali sulle rane fatta nell' Istituto Fisiologico di Lipsia, con 43 figure intercalate nel testo* (*Riv. clin. di Bologna*, 1873). — **10.** *Morbi simpliciores. Prelezione al corso di fisiologia patologica* (*Ibid.*, 1874). — **11.** *Sulla dottrina dell' attivita diastolica. Rivista fisio-patologica* (*Ibid.*, 1874). — **12.** *Nuovo metodo per la trasfusione diretta del sangue da animale ad uomo* (*Ibid.*, 1874). — **13.** *Sulla natura funzionale del centro respiratorio. Ricerche sperimentali* (*Ibid.*, 1874). — **14.** *Nutrizione* (*Ch. fisiologica*). (*Articolo inserito nella Enciclopedia chimica del Prof. Selmi*, 1874). — **15.** *Osmosi* (*fisica fisiologica*). *Ibidem.*, 1874.

II. Laboratorio di patologia generale della R. Universita di Parma, 1875-1879. — **16.** *Le prime questioni patologiche. Prelezione al corso di patologia generale della R. Universita di Parma*, 1875. — **17.** *Sulla evoluzione storica dei principi. Discorso inaugurale per la riapertura dell' Universita di Parma*, 1875-1876. — **17 bis.** *Risposta alla critica sperimentale dell' attivita diastolica dei dottori Mosso e Pagliani* (*Riv. Clin. di Bologna*, 1876). — **18.** *Delle oscillazioni della pressione intratoracica e intrabdominale. Studio sperimentale con 40 incisioni in legno intercalate* (*Archivio per le Scienze Mediche*, Torino, 1877). — **19.** *Sui centri psico-motori corticali. Ricerche sperimentali pubblicate insieme al Prof. Tamburini* (*Rivista sperimentale di freniatria e medicina legale*, Reggio-Emilia, 1878). — **20.** *Sulla patogenesi dell'epilessia. Studio critico sperimentale* (*Ibid.*, 1878). — **21.** *Idem. Communicazione preventiva letta al R°. Istituto Lombardo nell' adunanza del 16 Gennaio*, (Milano, 1869). — **22.** *Studi clinici sui centri sensori corticali. Communicazione preventiva pubblicata insieme al Prof. Tamburini* (*Annali Universali di Medicina*, Milano, 1879). — **23.** *Sul fenomeno di Cheyne e Stokes in ordine alla dottrina del ritmo respiratorio. Studio critico sperimentale* (*Lo Sperimentale*, Firenze, 1879).

III. Laboratorio di Fisiologia della R. Universita di Siena e del R°. Istituto di Stud superiori di Firenze, 1880-1892. — **24.** *Le prime questioni fisiologiche. Prelezione al corso di Fisiologia nella R. Universita di Siena* (*Giornale Internaz. delle scienze mediche*, Napoli. 1880). — **25.** *La fisiologia del sistema nervoso nelle sue relazioni coi fatti psichici. Riv. Critica di un libro del Prof. M. Panizza* (*Riv. Sperim. di Freniatria e Medicina legale*, 1881). — **26.** *I centri psico-motori nella corteccia cerebrale nella Scimmia. Dimostrazione sperimentale* (*Arch. ital. per le malattie nervose*, Milano, 1881). — **27.** *Della riproduzione della milza. Nota critica* (*Dallo Spallanzani, Riv. di Scienze med. e Naturali*, Modena, 1881). — **28.** *La fisiologia e la scienza sociale. Discorso inaugurale di riapertura della R. Universita di Siena nell' anno Acc.*, 1880-1881, Siena, Tip. Sordomuti, 1880. — **29.** *Sull' eccitamento meccanico dei centri motori corticali.* (*Archivio ital. per le malattie nervose*, Milano, 1884). — **30.** *Linee generali della fisiologia del cervelletto. Prima memoria* (*Pubblicazioni del R°. Ist. di Studi Super. in Firenze*, Le Monnier, 1884). — **31.** *On the sensorial localisations in the cortex cerebri*, London, 1884, *Brain*, XXVI). — **32.** *Le localizazioni funzionali del cervello. Monografia premiata dal R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere*, Napoli, 1885, L. Vallardi, édit. — **33.** *Die Functions-localisation auf der Grosshirnrinde.* (*Autorisirte deutsche u. vermehrte Ausgabe von Dott. M. O. Fraenkel*, Leipzig, 1886, Denicke's Verlag.) — **34.** *Sui fenomeni respiratori delle uova del Bombice del gelso. Nuove ricerche sperimentali in collaborazione col Dott. Piutti* (*Bullettino della Societa entomologica italiana*, Firenze, 1888). — **35.** *Fisiologia del digiuno. Studi sull'uomo. Con due tavole litografiche e figure intercalate* (*Pubblicazione del R. Ist. di Studi superiori*, Firenze, 1889). — **36.** *Das Hungern. Studien u. Experimente am Menschen.* (*Autorisirte Uebersetzung von Sani-*

tätsrat Dr M. O. Fraenkel, Hamburg u. Leipzig, 1890, Voss). — **37.** *Il cervelletto, Nuovi studi di fisiologia normale e patologica. Con 48 figure intercalate nel testo (Pubblicazioni del R. Ist. di Studi superiori,* Firenze, 1891). — **38.** *Das Kleinhirn. Neue Studien zur normalen u. pathologischen Physiologie. (Deutsche Ausgabe besorgt von Dr M. O. Fraenkel.* Leipzig, 1893, Besold.) — **39.** *Sull' origine e decorso dei peduncoli cerebellari pel Dott. Vittorio Marchi. Memoria eseguita nell'Istituto Fisiologico diretto dal prof. Luciani (Pubblicazioni del R. Istituto di Studi superiori,* Firenze, 1891). — **39** *bis. Nota critica alla memoria dei Dottori Gallerani e Borgherini sulla fisiologia del cervelletto (Riv. sper. di Freniatria e Medicina legale,* 1892). — **40.** *De l'influence qu'exercent les mutilations cérébelleuses sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale et sur les réflexes spinaux (Arch. ital. de Biologie,* XXI, 1894). — **41.** *I recenti studi sulla Fisiologia del Cervelletto secondo il prof. David Ferrier. Rettificazioni e repliche (Riv. Sper. di Fren. e Medicina legale,* XXI, 1895). — **42.** *I preludi della vita. Discorso inaugurale (Annuario del R. Ist. di Studi superiori,* Firenze, 1893). — **43.** *Sui fenomeni respiratori della crisalide del Bombice del gelso. Ricerche in collaborazione col Dott. Lo Monaco (Atti della R. Accademia dei Georgofili,* XVI, Firenze, 1893).

IV. Laboratorio di Fisiologia della R. Universita di Roma, 1893-1911. — **44.** *L'evoluzione storica della Fisiologia. Prelezione nella R. Universita di Roma nell'anno Acc.* 1893-1894, Torino, Ermanno Loescher, 1894. — **45.** *Necrologio di Giulio Ceradini (Bull. della R. Acc. Medica di Roma,* Anno XXI, Roma, 1895). — **46.** *Necrologio di Carlo Ludwig (Rendiconti della R. Acc. dei Lincei,* IV, Roma, 1895). — **47.** *Necrologio di Luigi Pasteur (Il Policlino,* Roma, 1895). — **48.** *Comunicazioni al III Congresso Nazionale di Bacologia e Sericoltura,* Torino, Tip. G. de Rossi, 1895. — **49.** *Alcune ricerche comparative sulle principali acque clorurate di Montecatini (Rend. della R. Acc. dei Lincei,* Roma, 1896). — **50.** *L'accrescimento progressivo in peso e in azoto della larva del Bombice del gelso in ordine all'alimentazione occorrente nelle successive eta* (in collaborazione col Dott. Lo Monaco) *(Rend. della R. Acc. dei Lincei,* Roma, VI, 1897). — **51.** *Sui mezzi di sterilizzazione delle bigattiere* (in collaborazione col Dott. Luigi Tarulli) *(Atti della R. Acc. dei Georgofili,* Firenze, 1897). — **52.** *Il peso dei bozzoli del Bombice del gelso dall'inizio della loro tessitura alla nascita delle farfalle* (in collaborazione col Dott. Luigi Tarulli, Firenze, 1895). — **53.** *Discorso rettorale in occasione della solenne innaugurazione degli studi (Annuario della R. Universita degli studi di Roma per l'anno Accademico,* 1898-1899). — **54.** *Fisiologia dell'uomo* (Milano, Societa Editrice Libraria, 1 edizione, 1901-1911). — **55.** *Tratado Didactico de Fisiologia Humana, version castellana* (della prima Edizione italiana, por P. Ferrer-Piera, Barcelona). — **56.** *Fisiologia dell'uomo,* Seconda Edizione riveduta e corretta in-4 volumi, Societa Editrice Libraria, 1904-1911. — **57.** *Physiologie des Menschen. (Ins Deutsche übertragen und bearbeitet von Dr Silvestro Baglioni und Dr Hans Winterstein,* Fischer Iena, 1905-1911). — **58.** *Fisiologia dell'uomo,* III Edizione accresciuta e rimaneggiata (in 5 volumi Soc. Ed. Libraria, Milano, 1908). — **59.** *Human Physiology* (Traduzione inglese per cura di Miss Welby e Camis. Macmillan, Londra, in corso di pubblicazione). — **60.** *Sulla genesi delle sensazioni della fame e della sete. Nota critica sperimentale (Arch. di Fisiol.,* III, 1906). — **61.** *Per la riforma Ortografica (Atti della Soc. Italiana per il Progresso delle scienze,* IV riunione, Napoli, 1910; Bertero, Roma, 1911). — **62.** *Per Angelo Mosso (Necrologio pronunciato al Senato nella tornata del 5 dicembre 1910,* Roma, 1910).

LUDWIG (Carl Friedrich Wilhelm), naquit à Witzenhausen (Hesse), le 29 décembre 1816. Après avoir terminé ses études médicales à l'Université de Marburg en 1839, il y devint prosecteur d'anatomie humaine, puis, en 1846, professeur d'anatomie comparée. En 1849 il fut appelé à Zurich, où il occupa la chaire d'anatomie et de physiologie. En 1855 il passa de Zurich à Vienne, où il remplit les fonctions de professeur de physiologie et de zoologie au Josephinum; son laboratoire y prit un très grand développement. En 1865 il abandonna cette chaire pour aller recueillir à Leipzig la succession d'Ernest Henri Weber; sous son impulsion le laboratoire de physiologie de Leipzig fut construit et acquit bientôt une réputation universelle; les élèves y affluèrent de tous les pays du monde, et l'on ne compte pas moins de cent vingt-cinq professeurs d'Université parmi les trois cents médecins qui l'ont fréquenté. Ludwig y professa sans interruption jusqu'à sa mort, survenue le 24 avril 1895, à la suite d'un accès d'influenza.

Le nom de Ludwig rappelle dans l'histoire de la physiologie une époque et une évolution : époque où la disjonction des deux enseignements d'anatomie et de physiologie fut consommée définitivement, évolution qui mit au service de la physiologie une technique nouvelle et s'affirma par la construction d'un laboratoire modèle.

Comme nous venons de le dire, Ludwig enseigna l'anatomie pendant vingt ans, avec la physiologie ; c'était la coutume dans toutes les Universités allemandes de confier ces deux matières de cours à un même professeur ; ce n'est qu'à partir de 1865 qu'il obtint de pouvoir se consacrer exclusivement à la physiologie ; le Gouvernement de Saxe lui octroya deux ans plus tard les subsides nécessaires à la construction et à l'outillage de l'Institut de physiologie qui fut inauguré au printemps de l'année 1869. La physiologie expérimentale devenait indépendante ; sous l'impulsion de Ludwig elle devait bientôt illustrer l'Université qui venait de l'accueillir et de la doter.

Il serait difficile de dire tout ce que la technique nouvelle de la physiologie doit à Ludwig ; parmi les appareils qu'il a imaginés et construits, l'un des plus remarquables est le Kymographe ; il date de 1846 ; dans un mémoire intitulé « *Beiträge zur Kentniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensystem* »[1] Ludwig explique comment, la lecture des oscillations du manomètre de Poiseuille lui ayant paru difficile à réaliser, il eut l'idée d'inscrire sur un cylindre tournant avec une vitesse constante les mouvements d'un léger flotteur placé sur la colonne de mercure ; au mémoire se trouvent joints un dessin du premier Kymographe et des tracés indiquant les résultats d'expériences faites sur des chevaux et des chiens ; la courbe des variations de la pression sanguine dans la carotide a été recueillie en même temps que celle de la pression pleurale.

L'application de la méthode graphique à l'étude de l'hémodynamique, telle que Ludwig la réalisa par l'invention du Kymographe, permit d'introduire dans l'étude des phénomènes mécaniques de la circulation une précision inconnue jusque-là ; ce fut, au point de vue technique, un progrès des plus remarquables.

La caractéristique du génie personnel de Ludwig, tel qu'il devait s'affirmer dans la suite des années, est tout entière dans la découverte du Kymographe et dans la description qu'il en donne. Il est vrai qu'avant 1846 différents auteurs avaient emprunté soit à l'astronomie, soit à la physique expérimentale, des méthodes dont la physiologie avait déjà bénéficié, mais aucune de ces applications n'était aussi démonstrative, aussi décisive, que l'inscription continue des oscillations de la pression du sang. En 1839 on avait donné le nom de *Fundamentale Versuch* à l'expérience par laquelle Théodore Schwann démontrait, au moyen d'une balance, que les muscles obéissaient aux lois des corps élastiques ; non moins « fondamentale » apparaissait la conquête réalisée par l'invention du Kymographe. Elle venait à son heure : Magendie en France, Johannes Muller en Allemagne avaient ouvert des voies nouvelles à l'investigation physiologique ; mais si les jeunes élèves de ces maîtres étaient riches d'enthousiasme, ils manquaient de moyens matériels et ne possédaient notamment aucune technique expérimentale. Les appareils mêmes n'étaient pas inventés et l'ameublement d'un laboratoire de physiologie se réduisait à peu de chose : servante de l'Anatomie, la Physiologie d'avant 1850 n'avait guère de prétentions.

Le moment où Ludwig quitte Marburg pour aller à Zurich est celui où Claude Bernard vient de publier ses premières découvertes sur la glycogénie, où Helmholtz vient d'appliquer la méthode graphique au calcul de la vitesse de transmission de l'excitation dans les nerfs. Une physiologie nouvelle, constituée désormais comme une science autonome, naît ainsi au milieu du dix-neuvième siècle, se réclamant bien plus de la physique générale que de l'anatomie elle-même. Cette physiologie trouve son expression parfaitement adéquate dans le traité publié par Ludwig précisément à cette époque : c'est en 1852 que paraît le premier volume du « *Lehrbuch der Physiologie des Menschen* » dont le plan et la texture générale s'écartent résolument des voies battues ; dès les premières lignes, dans son introduction, l'auteur indique son point de vue : « *Die wissenschaftliche Physiologie hat die Aufgabe die Leistungen des Thierleibes festzustellen und sie aus den elementaren Bedingungen desselben mit Nothwendigkeit herzuleiten* ».

1. *Müller's Archiv für Anat. und Physiol. 1847.* P. 242 à 302.

Le premier chapitre traite de la physiologie des atomes, le deuxième est consacré à l'étude des états d'agrégation de la matière; on aborde ensuite la physiologie du système nerveux.

Renonciation définitive à toute doctrine, exposition claire et systématisation des résultats de l'expérience, sobriété dans l'interprétation des faits, documentation raisonnée et complète, telles sont les caractéristiques du livre qui résumait l'enseignement de Ludwig et dont la dédicace vaut à elle seule tout un programme : « *Den Freunden, E. Brücke, E. Du Bois Reymond, H. von Helmholtz* ». Ne semble-t-il pas que ces trois disciples de Johannes Muller aient à ce moment juré de s'unir pour libérer la physiologie des entraves au milieu desquelles elle se débattait encore?

Pour Ludwig, l'être vivant est caractérisé non par la nature spéciale de la force qui l'anime, mais par la complexité des réactions dont dérivent les manifestations de la vie; analyser ces réactions, comprendre et démontrer leur dépendance réciproque, chercher même, pour mieux les pénètrer, à les isoler l'une de l'autre comme on séparerait les anneaux d'une chaîne, tel est le but de la physiologie. Ludwig obéissait à cette pensée maîtresse lorsqu'il isolait les organes et cherchait à étudier leur survie en prolongeant celle-ci par la méthode dite des *circulations artificielles*; lorsqu'il extirpait une glande salivaire et obtenait de la salive en excitant ses nerfs; lorsqu'il recueillait le suc entérique provenant d'une anse intestinale séparée du reste du tube digestif; lorsqu'il analysait les gaz du sang traversant des poumons placés sous une cloche de verre ou encore des muscles laissés à l'état de repos puis excités électriquement. La même vision directrice le guide : décomposer le complexe vital, préciser la part revenant à chacune des parties dans les réactions de l'ensemble.

Le « *Lehrbuch des Physiologie der Menschen* » contient plus qu'une image fidèle de la science contemporaine; ce livre est une affirmation de principes qui parurent, en ce temps, quelque peu révolutionnaires; c'est ainsi que, parlant des transformations des matières albuminoïdes dans l'organisme, Ludwig les rattache à des actions catalytiques en déclarant que toute la chimie physiologique n'est qu'un chapitre de la chimie catalytique[1].

En 1855, lorsque Ludwig fut appelé de Zurich à Vienne, Brücke donnait à la Faculté de médecine de cette dernière ville un brillant enseignement; Ludwig professait au Josephinum, sorte d'Académie militaire où il eut quelque peine à organiser son laboratoire. Les travaux publiés par lui à cette époque portent la marque d'une remarquable puissance de conception, et l'on y trouve en germe presque toutes les recherches qui devaient se continuer à Leipzig pendant les trente années qui suivirent.

C'est d'abord, en 1856, une étude sur la diffusion de liquides influencés par des différences de température, puis, en 1857, des constatations comparatives de la température du sang carotidien et de la salive sous-maxillaire. Le mécanisme des sécrétions préoccupe l'auteur; il poursuit ce problème en étudiant la lymphe, puis et surtout dans des recherches restées célèbres sur la structure et la fonction des reins (1863).

Dans un autre ordre d'idées Ludwig s'attache à la question du mécanisme de l'oxydation organique; le 7 octobre 1858 il présente à l'Académie un travail de Wilh. Müller : *Zur Theorie der Respiration*, et, le 9 juin 1859, une étude de Setschenow : *Ueber Pneumatologie des Blutes*. Il y est rendu compte d'expériences faites au moyen de la *Pompe à mercure* (1858) pour l'extraction des gaz du sang. C'est le point de départ de séries de recherches du plus haut intérêt tendant à établir par l'analyse des gaz du sang artériel et du sang veineux la part contributive de différents organes (muscles, glandes, foie, poumons) à la somme des oxydations dans toute l'économie. Ludwig y reviendra sans cesse, avec une inlassable ténacité, notamment en 1864, avec W. Preyer[3], puis avec une succession de chercheurs.

C'est à Vienne que Ludwig inaugura, dans son laboratoire du Josephinum, un genre

1. Le tome I est daté de Zurich, 1852. Le tome II est daté de Vienne, 1856. La seconde édition est datée de Vienne.

2. Tome I, 1858; tome II, 1861. *Dass die physiologische Chemie ein Theil der katalytischen würde* (*Lehrb. der Physiol.*, I, 43).

3. *Ueber die Bindung und Ausscheidung der Blutkohlensäure bei der Lungen und Gewebeathmung.*

de collaboration auquel il resta fidèle dans la suite : dès 1857, avec Spiess, il étudie le mécanisme de la sécrétion salivaire; avec Kupffer l'influence des pneumogastriques sur les mouvements de l'intestin; avec Stefan un problème d'hydrodynamique; un peu plus tard avec Einbrodt l'influence des mouvements respiratoires sur les battements du cœur; avec Tomsa l'origine des vaisseaux lymphatiques; avec W. Betz les conditions mécaniques de la circulation dans le foie; avec Tachau et Fick les relations entre les excitations du muscle et le travail qu'il livre; avec Thiry l'influence de la section de la moelle sur la pression du sang, etc.

Quelle fut au juste la part prise par Ludwig dans ces collaborations si diverses, ceux-là seulement le savent qui ont fréquenté le laboratoire sous un tel maître et y ont pris conscience de l'assistance qu'il leur a donnée et de l'effort qu'il obtenait d'eux; Ludwig s'attachait à chacun de ses disciples, pénétrant les aptitudes individuelles et les secondant merveilleusement; entre ses élèves et lui ne régna jamais aucune contrainte, et même dans les longues conversations quotidiennes qui se rapportaient toujours à la physiologie, jamais il ne faisait intervenir un argument d'autorité; il corrigeait paternellement les inévitables maladresses des débutants et redressait avec bonhomie les erreurs d'interprétation; sa bonté n'était égalée que par sa finesse et il affectionnait, dans le discours, une forme plaisante, parfois hautement sarcastique. Lorsque des expériences réitérées et sévèrement contrôlées avaient fini par faire la conviction chez l'élève comme chez le maître, Ludwig ne se désintéressait pas du travail de la rédaction; il y prenait au contraire une part active; et ce fut souvent une joie pour lui de présenter à une Académie, au nom d'un collaborateur, un travail qui avait été non seulement inspiré et dirigé, mais même rédigé en grande partie par lui. Et il omettait de joindre son nom à celui de l'auteur[1].

Bien qu'il fût très sensible aux marques d'estime et d'amitié de ses collègues et de ses élèves, Ludwig vivait peu pour le monde extérieur, il n'ambitionnait pas les honneurs et ne recherchait rien en dehors du milieu scientifique où il passait sa vie; il se donnait tout entier à ceux qui répondaient à son effort particulier par un travail persévérant, mais il lui importait peu que le résultat de sa collaboration portât sa marque personnelle : telle préparation qui fut un élément essentiel des belles recherches de Kowalewsky sur l'histologie des glandes lymphatiques, au laboratoire de Brücke, en 1864, provenait du Josephinum et avait été faite par Ludwig lui-même. Plus tard lorsque par le procédé ingénieux de la fistule du canal thoracique on fut arrivé, au laboratoire de Leipzig, à recueillir de grandes quantités de lymphe, maintes fois on eut recours à Ludwig, même à l'étranger, pour se procurer des échantillons de ce liquide.

Le laboratoire construit par Ludwig en 1868 a servi de prototype à un grand nombre d'établissements similaires édifiés ultérieurement en Europe et en Amérique; il comprenait un bâtiment central et deux ailes, l'une réservée à la chimie physiologique, l'autre aux recherches microscopiques. Cette disposition reflétait, peut-on dire, la méthode du maître qui appuyait généralement ses expériences sur des contrôles multiples.

Le laboratoire de physiologie de Leipzig devint un centre scientifique qui rayonna au loin, une sorte d'*école normale* des futurs professeurs de physiologie; les collaborateurs de Ludwig, instruits par l'exemple de sa vie et pénétrés de la manière dont il avait compris et pratiqué le professorat, se répandirent dans le monde entier; en souvenir du maître ils restèrent — et sont encore — remarquablement unis entre eux.

Au laboratoire de Leipzig il n'y avait qu'un seul moment de la journée où Ludwig ne fût pas accessible à ses collaborateurs : c'était la demi-heure qui précédait la leçon donnée aux étudiants, à la fin de l'après-midi; Ludwig, à ce moment, se recueillait pour préparer mentalement son cours; les expériences avaient été préalablement ordonnées et, invariablement, les auditeurs se trouvaient, dès le début de la leçon, mis en présence de faits dont l'interprétation devait suivre. D'ingénieux dispositifs donnaient aux démonstrations une évidence telle que les considérations orales devenaient presque

1. L'une des conséquences de cette superbe abnégation est de rendre impossible la tâche du biographe qui se proposerait de donner la liste complète des travaux de Ludwig; c'est ainsi que sur 21 travaux provenant du laboratoire du Josephinum et présentés par Ludwig de 1856 à 1864 à l'Académie des Sciences de Vienne, il n'en est que 9 qui indiquent dans leur titre sa collaboration.

secondaires; elles n'étaient d'ailleurs qu'un commentaire qui paraissait improvisé sous la dictée des observations directes faites par le professeur avec le contrôle de l'auditoire.

Dans l'exposé qui venait ensuite tout était sacrifié à la clarté; point de discussions théoriques, jamais de revendication personnelle; pendant le cours d'une année entière je n'entendis qu'une seule fois Ludwig citer, à la leçon, un nom d'auteur : c'était à propos du nœud vital de Flourens. Bien au-dessus de ces contingences, Ludwig s'attachait à mettre en relief les phénomènes, à discuter les interprétations, à poursuivre le vrai avec une ténacité et un enthousiasme qui entraînaient ses auditeurs.

Ludwig a montré par l'excellence de son enseignement combien il est utile de confier la mission professorale à des chercheurs originaux et résolus qui s'inspirent des réalités avec lesquelles ils sont aux prises chaque jour et non par des livres où le rhéteur trouve trop facilement un aliment pour ses discours. Guillaume de Humboldt assignait à l'Université une double mission : « *Der Belehrung und Forschung zu dienen* ». Ludwig a compris ainsi son devoir, et la postérité lui rendra ce témoignage que nul ne l'a accompli avec plus de désintéressement et de réelle efficacité.

La sûreté et la modestie avec lesquelles il dirigeait ses expériences impressionnaient ses collaborateurs et ses élèves autant que l'allure familière, et pourtant toujours élevée, de son langage. On sortait de ses leçons avec des convictions affermies, avec une confiance désormais inébranlable dans les certitudes que donnent d'impeccables expériences, avec de rayonnants espoirs en l'avenir de la science, en même temps qu'avec la conscience humble et profonde des difficultés que présente l'étude de la physiologie.

PAUL HEGER.

Bibliographie. — Peu de travaux provenant du laboratoire de Ludwig ayant été signés de son nom, la bibliographie doit forcément s'étendre aux écrits publiés sous l'inspiration du maître par les élèves admis à collaborer avec lui. Nous avons recueilli dans les *Archives* de Müller, dans le *Zeitschrift für rationelle Medicin* de Henle et Pfeiffer, dans les *Procès-verbaux de l'Académie des Sciences de Vienne*, dans les *Archives* de du Bois-Reymond, dans les *Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig*, de 1866 à 1889, enfin dans les *Beiträge zur Physiologie* offerts à Ludwig soit en 1874 à l'occasion du 25e anniversaire de son professorat, soit à l'occasion du 70e anniversaire de sa naissance, les titres des différents mémoires dont on trouvera la liste ci-après dressée dans l'ordre chronologique; nous ne dissimulons pas qu'elle doit être incomplète, des publications ayant été faites dans d'autres recueils scientifiques ou même isolément.

Dans la table bibliographique qui va suivre nous désignerons chacun des recueils par les initiales suivantes :

M. A. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologic.
Z. M. Zeitschrift fur rationnelle Medicin (Henle et Pfeiffer).
A. W. Sitzungsberichte der K. K. Akademie der Wissenschaft in Wien.
D. B. R. Du Bois Reymond's Archiv für Anatomie und Physiologie.
Arb. Arbeiten aus dem physiologischen Anstalt zu Leipzig.
B. A. Beiträge zur An. und Phys. zum 25 jährigen Prof. Jubileum, 1874.
B. P. Beiträge zur Physiologie (*Leipzig, Vogel, 1887*).

1842. — *Beiträge zur Lehre von Mechanismus der Harnsecretion.*

1845. — *Einige Bemerkungen zu Valentin's Lehren von Atmen und vom Blutkreislauf* (*Z. M.*, III, 147).

1846. — *Ueber das Vorkommen und die Bedeutung des Proteinbioxyds im tierischen Organismus* (*M. A.*, 171). — *Erwiderung auf Valentin's Kritik der Bemerkungen zu seinen Lehren von Atmen und Blutkreislauf* (*Z. M.*, IV, 183).

1847. — *Beiträge zur Kentniss des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensystem* (*M. A.*, 242).

1848. — *Ueber die Herznerven des Frosches* (*M. A.*, 139).

1849. — *Ueber den Bau und die Bewegungen der Herzventrikel* (*Z. M.*, VII, 189). — *Ueber die endosmotischen Æquivalente und die endosmotische Theorie* (*Ibid.*, VIII, 1).

1850. — Ludwig (C.) et Fick (A.). *Statische Betrachtung der Muskulatur des Oberschen-*

kels (*Z. M.*, IX, 94). — LUDWIG (C.) et HOFFA (M.). *Einige neue Versuche über Herzbewegung* (*Ibid.*, IX, 107).

1851. — LUDWIG (C.) et HOFFA (M.). *Neue Versuche über die Beihilfe der Nerven zur Speichelabsonderung* (*Z. M.* (*Neue Folge*), I, 255). — LUDWIG (C.) et BECKER (E.). *Mitteilung eines Gesetzes welches die chemische Zusammensetzung des Unterkieferspeichels beim Hunde bestimmt.* (*Ibid.* (*Neue Folge*), I, 278).

1852. — *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, I (le tome II parut en 1856, et la seconde édition du traité en 1858).

1854. — *Zur Ablehnung der Anmutungen des Herrn R. Wagner in Göttingen* (*Z. M.* (*Neue Folge*), V, 269). — *Zur Verständigung über die Blutanalyse durch Mischung; eine Antwort auf die Erwiderung des Herrn Zech.* (*Ibid.*, (*Neue Folge*), V, 353).

1856. — *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, I et II. — *Diffusion zwischen ungleich erwärmten Orten gleich zusammengesetzter Lösungen* (*A. W.*, XX, 1).

1857. — LUDWIG (C.) et SPIESS (A.). *Vergleichung der Wärme des Unterkieferdrüsen-Speichels und des gleichseitiges Carotiden Blutes* (*Z. M.* (*Dritte Reihe*), II, 361 et *A. W.*, XXV, 1). — LUDWIG (C.) et KUPFFER (C.). *Die Beziehung der Nervi vagi und splanchnici zur Darmbewegung* (*Z. M.* (*D. R.*), II, 357 et *A. W.*, XXV, 1).

1858. — LUDWIG (C.) et STEFAN. *Ueber den Druck den das fliessende Wasser senkrecht zu seiner Stromrichtung ausübt* (*A. W.*, XXXII). — MÜLLER (WILH.). *Zur Theorie der Respiration* (*vorgelegt von* C. LUDWIG *in der Sitzung des 7 Oktob. der K. K. Akad. des Wiss*) (*Ibid.*, XXXII).

1859. — SETSCHENOW (J.). *Pneumatologie des Blutes* (*vorg. von C. L. in der Sitzung der 9 juin der K. K. Ak. des Wiss.* (*A. W.*, XXXVI, 293-320).

1860. — *Neue Versuche über die Temperatur des Speichels* (*Wiener med. Wochenschr.*, n°s 25, 29). — EINBRODT. *Ueber den Einfluss der Athembewegungen auf Herzschlag und Blutdruck* (*A. W.*, XL, 361).

1861. — *Ueber die Kräfte des Nervenprimitivrohrs* (*Wiener med. Wochenschr.*, n°s 46, 47). — LUDWIG (C.) et TOMSA. *Die Anfänge der Lymphgefässe im Hoden* (*A. W.*, XLIV).

1862. — LUDWIG (C.) et TOMSA. *Beiträge zur Lymphbildung* (*A. W.*, XLVI); — *Die Lymphwege des Hodens und ihr Verhältniss zu den Blut und Samen-gefässen* (*Ibid.*, XLVI, 221-237). — BETZ (W.). *Ueber den Blutstrom in der Leber, insbesondere in der Leberarterie* (*Ibid.*, XLVI, 238-254). — TOMSA (W.), *Beiträge zur Anatomie des Lymphgefäss-Ursprunges* (*Ibid.*, XLVI, 324-338). — TACHAU et FICK. *Vorläufige Ankündigung einer Untersuchung über die Abhängigkeit der Muskelarbeit von der Stärke des Nervenreizes* (*Ibid.*, XLVI). — *Ueber das Rückenmark* (*Wiener med. Wochenschr.*, n°s 6, 7, 8, 9).

1863. — *Ueber den Ursprung der Lymphe* (*Med. Jahrb. u. Zeitschr. der K. K. Gesellsch. d. Aerzte in Wien*, 4, 35). — TOMSA. *Die Lymphwege der Milz* (*A. W.*, XLVIII, 652). — LUDWIG (C.) et ZAWARYKIN. *Zur Anatomie der Niere* (*Ibid.*, XLVIII, 691). — LUDWIG (C.). *Einige neue Beziehungen zwischen den Bau und der Function der Niere* (*Ibid.*, XLVIII, 725).

1864. — PREYER (W.). *Ueber die Bindung und Ausscheidung der Blutkohlensäure bei der Lungen und Gewebe Athmung* (*A. W.*, XLIX, 27-60). — LUDWIG (C.) et THIRY. *Ueber den Einfluss des Halsmarkes auf den Blutstrom* (*Ibid.*, 421-454). — THIRY. *Ueber eine neue Methode den Dünndarm zu isoliren* (*Ibid*, L, 77). — LUDWIG (C.) et ZAWARYKIN. *Ueber den Zusammenhang der verzweigten Kanäle Henle's mit dem gewundenen Schläuen der Nierenrinde* (*Z. M.*, (3), XX, 185); — *Die Lymphwurzeln in der Niere des Säugetieres* (*Ibid.*, (3), XX, 189).

1866-1867. — LOVEN (CHR.). *Ueber die Erweiterung von Arterien in Folge einer Nervenerregung* (Arb.). — KOWALEWSKY (N.). *Ueber die Maasbestimmung der Athmungsgase durch ein neues Verfahren* (*Ibid.*). — DYBKOWSKY. *Ueber Aufsaugung und Absonderung der Pleurawand* (*Ibid.*). — SCHWEIGGER-SEIDEL (F.) et DOGIEL (J.). *Ueber die peritoneal Höhle bei Fröschen und ihren Zusammenhang mit dem Lymphgefäss Systeme* (*Ibid.*). — CYON (E.). *Ueber den Einfluss der Temperaturveränderungen auf Zahl, Dauer und Stärke der Herzschläge* (*Ibid.*). — CYON (E.) et LUDWIG (C.). *Die Reflexe eines der sensiblen Nerven des Herzens auf die motorischen der Blutgefässe* (*Ibid.*). — SCHWEIGGER-SEIDEL (F.). *Die Behandlung der thierischen Gewebe mit Argent. nitric. Ueber Epithelien, sowie über die v. Recklinghausen Poschen Saftkanälchen als die vermeintlichen Wurzeln der Lymphgefässe* (*Ibid.*). — LUDWIG (C.) et SCHWEIGGER-SEIDEL (F.). *Ueber das Centrum tendineum des Zwerchfelles* (*Ibid.*).

1868-1869. — Ludwig (C.) et Schmidt (Alexander). *Das Verhalten der Gase welche mit dem Blut durch den reizbaren Saugethiermuskel strömen* (Arb.). — Cyon (E.). *Ueber die Wurzeln durch welche das Rückenmark die Gefässnerven für die Vorderpfote aussendet* (*Ibid.*). — Dogiel (J.) et Ludwig (C.). *Ein neuer Versuche über den ersten Herzton* (*Ibid.*). — Prussak (A.). *Zur Physiologie und Anatomie des Blutstroms in der Trommelhöhle* (*Ibid.*). — Cyon (E.). *Ueber die Nerven des Peritoneum* (*Ibid.*). — Schmulewitsch. *Neue Versuche über Gallenabsonderung* (*Ibid.*). — Scheremetjewski. *Ueber die Aenderung des respiratorischen Gasaustauches durch die Zufügung verbrennlicher Molecule zum kreisendem Blute.*

1870-1871. — Müller (J.-J.). *Ueber elastische Schwingungen* (Arb.). — Dittmar (C.). *Ein neuer Beweis für die Reizbarkeit der centripetalen Fasern des Rückenmarcks* (*Ibid.*). — Bernstein (N.-O.). *Der Austausch an Gasen zwischen arteriellem und venösen Blute* (*Ibid.*). — Schmiedeberg (O.). *Untersuchungen über einige Giftwirkungen am Froschherzen* (*Ibid.*). — Genersich. *Die Aufnahme des Lymphe durch die Sehnen und Fascien der Skeletmuskeln* (*Ibid.*). — Mohammed Effendi. *Ueber die motorischen Nerven der Arterien welche innerhalb der quergestreiften Muskeln verlaufen* (*Ibid.*). — Lépine. *Ueber Entstehung und Verbreitung des thierischen Zuckerfermentes* (*Ibid.*). — Müller (Worm). *Ueber die Spannung des Sauerstoffs der Blutscheiben* (*Ibid.*). — Miescher (F.). *Zur Frage der sensiblen Leitung im Rückenmark* (*Ibid.*). — Ustimovitsch (C.). *Experimentelle Beiträge zur Theorie der Harnabsonderung* (*Ibid.*).

1872. — Schwalbe (G.). *Ueber Lymphbahnen der Netzhaut und des Glaskörpers* (Arb.). — Heller (Arnold). *Ueber die Blutgefässe des Dünndarmes* (*Ibid.*). — Tappeiner (H.). *Ueber den Zustand des Blutstroms nach Unterbindung der Pfortader* (*Ibid.*). — Slavyanski (K.). *Die regressiven Veränderungen der Epithelialzellen in der serösen Hülle des Kanîncheneies* (*Ibid.*). — Afonassiew (N.). *Welcher Bestandtheil des Erstickung Blutes vermag den diffundirbaren Sauerstoff zu binden* (*Ibid.*). — Michel (J.). *Zur näheren Kentniss des Blut- und Lymphgefässe der Dura Mater cerebralis* (*Ibid.*). — Gerlach (L.). *Ueber die Bestimmung der Minerale det Blutserums durch directe Fällung* (*Ibid.*); — *Ueber den Auerbach'schen Plexus myentericus* (*Ibid.*). — Luciani (L.). *Eine periodische Function des isolirten Froschherzens* (*Ibid.*). — Paschutin. *Ueber die Absonderung des Lymphe in Arme des Hundes* (*Ibid.*). — Bowditch (P.). *Ueber die Interferenz des retardirenden und beschleunigenden Herznerven* (*Ibid.*). — *Festrede gesprochen an der 45 Versammlung der deutscher Naturforscher und Ærzte* (traduction dans *Rev. scientif.*, n° du 8 mars 1873).

1873. — Mihalkovics. *Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens* (Arb.). — von Paschutin. *Ueber den Bau der Schleimhaut der Regio olfactoria des Frosches* (*Ibid.*). — Emminghaus (H.). *Ueber die Abhängigkeit der Lymphabsonderung vom Blutstrom* (*Ibid.*). — Dittmar (C.). *Ueber die Lage des sogenannten Gefässcentrums in der Medulla oblongata* (*Ibid.*). — Asp (G.). *Zur Anatomie und Physiologie der Leber* (*Ibid.*). — Müller (Worm). *Die Abhängigkeit des arteriellen Druckes von der Blutmenge* (*Ibid.*). — Slavyanski (K.). *Ueber die Abhängigkeit der mittleren Strömung des Blutes von dem Erregungsgrade der sympatischen Gefässnerven* (*Ibid.*).

1874. — Röhrig (A.). *Ueber die Zusammensetzung und das Schicksal in das Blut eingetretenen Nährfette* (Arb.). — Fleischl (E.). *Von der Lymphe und den Lymphgefässen der Leber* (*Ibid.*). — Tschiriew (S.). *Die Unterschiede der Blut und Lymphgase des erstickten Thieres* (*Ibid.*). — Lesser (L.). *Ueber die Anpassung der Gefässe an grosse Blutmengen* (*Ibid.*). — Rossbach (J.). *Ueber die Umwandlung der periodisch aussetzenden Schlagfolge des isolirten Froschherzens in die rhythmische* (*Ibid.*). — Woroschiloff. *Der Verlauf der motorischen und sensiblen Bahnen durch das Lendenmark des Kaninchen* (*Ibid.*). — Mosso (A.). *Von einigen neuen Eigenschaften der Gefässwand* (*Ibid.*). — Stirling (W.). *Ueber die Summation elektrischer Hautreize* (*Ibid.*). — Tschiriew (L.). *Der tägliche Umsatz der verfütterten und der transfundirten Eiweisstoffe* (*Ibid.*). — Owsjannikow (Ph.). *Ueber einen Unterschied in den reflectorischen Leistungen des verlängerten und des Rückenmarkes der Kaninchen* (*Ibid.*).

1875. — Tiegel (E.). *Ueber den Einfluss einiger willkürlich Veränderlichen auf die Zuckungshöhe der untermaximal gereizten Muskels* (Arb.). — Grübler (G.). *Ueber die krystallisirenden Bestandtheile des Lungensaftes* (*Ibid.*). — von Kries (N.). *Ueber den Druck in den Blutcapillaren der menschlichen Haut* (*Ibid.*). — Budge (A.). *Neue Mittheilungen über die Lymphgefässe der Leber* (*Ibid.*). — Drechsel (E.). *Ueber die Oxydation von*

Glycocoll, Leucin und Tyrosin sowie über das Vorkommen der Carbaminsäure im Blute (*Ibid.*). — Stirling (W.). *Beiträge zur Anatomie des Cutis des Hundes* (*Ibid.*). — Kunkel (A.). *Ueber das Verhältniss der mit dem Eiweiss verzehrten zu der durch die Galle ausgeschiedenen Schwefelmenge* (*Ibid.*). — Merunovicz. *Ueber die chemischen Bedingungen für die Entstehung des Herzschlages* (*Ibid.*). — Baxt (N.). *Ueber die Stellung des Nervus vagus zum Nervus accelerans cordis* (*Ibid.*). — von Basch. *Ueber den Einfluss des gereizten Nervus splanchnicus auf den Blutstrom innerhalb und ausserhalb seines Verbreitungsbezirkes* (*Ibid.*).

1876. — Sedgwick Minot (Ch.). *Die Bildung der Kohlensäure innerhalb des ruhenden und erregten Muskels* (Arb.). — Falck (F.-A.). *Die Wirkung des Laudanosins auf den Kreislauf* (*Ibid.*). — Gaskell (W.-H.). *Ueber die Aenderungen des Blutstroms in den Muskeln durch die Reizung ihrer Nerven* (*Ibid.*). — von Frey (Max). *Ueber die Wirkungsweise der erschlaffenden Gefässnerven* (*Ibid.*). — Buchner (H.). *Die Kohlensäure in der Lymphe des athmenden und des erstickten Thieres* (*Ibid.*). — Merunowicz (J.). *Die Strömung der Bauchlymphe nach der Vergiftung mit Muscarin, Nicotin und Veratrin* (*Ibid.*). — Gaskell (W.-H.). *Ueber die Wand der Lymphcapillaren* (*Ibid.*). — Zawilski. *Dauer und Umfang des Fettstromes durch den Brustgang nach Fettgenuss* (*Ibid.*). — Klug (F.). *Zur Physiologie des Temperatursinnes* (*Ibid.*).

1877. — von Mehring. *Ueber die Abzugswege des Zuckers aus dem Darmhöhle* (Arb.). — Baxt (N.). *Die Folgen maximaler Reize von ungleicher Dauer auf den Nervus accelerans cordis* (*Ibid.*). — Schmidt-Mulheim (Adolf). *Gelangt das verdaute Eiweiss durch den Brustgang ins Blut?* (*Ibid.*).

1878. — Kronecker (H.) et Stirling (W.). *Die Genesis des Tetanus* (Arb.). — von Lesser (L.). *Ueber die Vertheilung der rothen Blutscheiben im Blutstrome* (*Ibid.*). — Baxt (N.). *Die Verkürzung der Systolenzeit durch den Nervus accelerans cordis* (*Ibid.*). — Stiénon (L.). *Die Betheiligung der einzelnen Stoffe des Serums an der Erzeugung des Herzschlages* (*Ibid.*). — von Kries (J.). *Ueber die Bestimmung des Mitteldruckes durch das Quecksilber manometer* (*Ibid.*). — Gaule (J.). *Die Kohlensäurespannung im Blut, im Serum und in der Lymphe* (*Ibid.*). — von Kries (J.). *Beitrag zur Physiologie der Gesichtsempfindungen* (*Ibid.*). — Waller (A.). *Die Spannung in den Vorhöfen des Herzens während der Reizung des Halsmarkes* (*Ibid.*).

1879-1880. — Schmidt-Mülheim (A.). *Untersuchungen über die Verdauung der Eiweisskörper* (Arb.). — Bleile (A.-M.). *Ueber den Zuckergehalt des Blutes* (*Ibid.*). — von Kries (J.) et Küster. *Ueber angeborene Farbenblindheit* (*Ibid.*). — Hall (G.S.) et von Kries (J.). *Ueber die Abhängigkeit der Reactionszeiten vom Ort des Reizes* (*Ibid.*). — Schmidt-Mülheim (A.). *Beiträge zur Kenntniss des Peptons und seiner physiologischen Bedeutung* (*Ibid.*). — Gaule (J.). *Ueber Würmchen welche aus den Froschblutkörperchen auswandern* (*Ibid.*). — Ward. *Ueber die Auslösung von Reflexbewegungen durch eine Summe schwacher Reize* (*Ibid.*). — Kufferath (E.). *Ueber die Abwesenheit der Gallensäuren im Blute nach dem Verschluss des Gallen und des Milchbrustganges* (*Ibid.*). — Cash (Th.). *Ueber den Antheil des Magens und des Pankreas an der Verdauung des Fettes* (*Ibid.*). — von Kries (J.). *Untersuchungen zur Mechanik des quergestreiften Muskels* (*Ibid.*). — Gaule (J.). *Beobachtungen der farblosen Elemente des Froschblutes* (*Ibid.*). — Spiro (P.). *Ueber die Gallenbildung beim Hunde* (*Ibid.*). — Salvioli (Gaetano). *Eine neue Methode fur die Untersuchung der Functionen des Dünndarmes* (*Ibid.*). — von Schröder (W.). *Ueber die Bildungstätte der Harnsäure im Organismus* (*Ibid.*). — Gaule (J.). *Kerntheilungen im Pankreas des Hundes* (*Ibid.*).

1881. — von Kries (J.) et Sewall (Henry). *Ueber die Summirung untermaximaler Reize in Muskeln und Nerven* (Arb.). — Meade Smith. *Die Temperatur des gereizten Säugethiermuskels* (*Ibid.*). — Gaule (J.). *Das Flimmerepithel der Aricia fœtida* (*Ibid.*). — Salvioli (Gaetano). *Die gerinnbaren Eiweissstoffe im Blutserum und in der Lymphe des Hundes* (*Ibid.*). — Fano. *Das Verhalten des Peptons und Tryptons gegen Blut und Lymphe* (*Ibid.*). — Gaule (J.). *Die Beziehungen der Cytozoen (Würmchen) zu den Zellkernen* (*Ibid.*). — London (B.). *Das Blasenepithel bei verschiedenen Füllungszustanden der Blase* (*Ibid.*). — von Frey (M.). *Die Emulsion des Fettes im Chylus* (*Ibid.*). — Woolridge (L.). *Zur Chemie der Blutkörperchen* (*Ibid.*). — von Anrep (B.). *Die Aufsaugung im Magen des Hundes* (*Ibid.*). — Ogata. *Die Zerlegung neutraler Fette im lebendigen Magen* (*Ibid.*).

1882. — Nicolaides (Regas). *Ueber den Verlauf der Vasomotoren im Rückenmark* (Arb.).

— Walton (G.-L.). *Ueber Reflexbewegung des Strychninfrosches* (*Ibid.*). — Nicolaides (R.). *Ueber die Anwendung der Strom Uhr unter Beihülfe des Peptons* (*Ibid.*). — Birge (E.-A.). *Ueber die Reizbarkeit der motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks* (*Ibid.*). — Bohr (Christian). *Ueber den Einfluss der tetanisirenden Irritamente auf Form und Grösse der Tetanuscurve* (*Ibid.*). — Birge (E.-A.). *Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark des Frosches* (*Ibid.*).

1883. — von Frey (M.). *Ueber die tetanische Erregung von Froschnerven durch den constanten Strom* (Arb.). — Ogata (M.). *Ueber die Verdauung nach der Ausschaltung des Magens* (*Ibid.*). — Canini (A.). *Die Endigungen der Nerven in der Haut des Froschlarvenschwanzes* (*Ibid.*). — Beevor (C.). *Die Kleinhirnrinde* (*Ibid.*). — Woolridge (Leonard). *Zur Gerinnung des Blutes* (*Ibid.*). — Ogata (M.). *Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion* (*Ibid.*). — Lebedeff (Alexander). *Studien über Fettresorption* (*Ibid.*). — Woolridge (Leonard). *Ueber die Function der Kammernerven des Säugethierherzens* (*Ibid.*).

1884-1885. — von Brasol (Leo). *Wie entledigt sich das Blut von einem Ueberschuss an Traubenzucker?* (Arb.). — Gompertz (Conrad). *Ueber Herz und Blutkreislauf bei nackten Amphibien* (*Ibid.*). — Smith (R. Meade). *Die Wärme des erregten Saügethiermuskels* (*Ibid.*). — Woolridge (L.). *Ueber einen neuen Stoff des Blutplasma's* (*Ibid.*). — Tigerstedt (Robert). *Ueber die Bedeutung der Vorhöfe für die Rhythmik der Ventrikel des Säugethierherzens* (*Ibid.*).

1886. — Stolnikow. *Die Aichung des Blutstromes in der Aorta des Hundes* (Arb.). — Lahousse (P.). *Die Structur des Nervenplexus in der Vorhofscheidewand des Froschherzens* (*Ibid.*). — Gaglio (G.). *Die Milchsäure des Blutes und ihre Ursprungsstätten* (*Ibid.*). — — Frenkel (S.). *Nerv und Epithel am Froschlarvenschwanze* (*Ibid.*). — Buckmaster (G.-A.). *Ueber eine neue Beziehung zwischen Zuckung und Tetanus* (*Ibid.*). — Klikowicz (S.). *Die Regelung der Salzmengen des Blutes* (*Ibid.*). — Lukjanow (S.-M.). *Wärmelieferung und Arbeitskraft des blutleeren Säugethiermuskels* (*Ibid.*).

1887. — Münzel (E.). *Pulsfolge und Blutdruck nach der Durschneidung der Nervi vagi* (Arb.). — Sirotinin (W.). *Die punktförmig begrenzte Reizung des Froschenrückenmarkes* (*Ibid.*). — Ustimovitsch. *Vasotonische Aphorismen* (*Ibid.*). — von Frey (M.). *Reizungsversuche am unbelasteten Muskel* (*Ibid.*). — Lee (Frederic-S.). *Ueber die elektrischen Erscheinungen welche die Muskelzuckung begleiten* (*Ibid.*). — Carslaw. *Die Beziehungen zwischen der Dichtigkeit und den reizenden Wirkungen der NaCl Lösungen* (*Ibid.*). — Pawlow (J.-P.). *Ueber den Einfluss des Vagus auf die Arbeit der linken Herzkammer* (*Ibid.*). — Stolnikow. *Vorgänge in den Leberzellen, insbesondere bei der Phosphorvergiftung* (*Ibid.*). — Lukjanow. *Beiträge zur Morphologie der Zelle* (*Ibid.*). — Wissokowitsch (W.). *Die Gewinnung der Milchsaüre aus der künstlich durchbluteten Leber* (*Ibid.*). — Baldi (Dario). *Einige Beobachtungen über die Verbreitung des Jecorins im thierischen Organismus* (*Ibid.*).

1887. — Drechsel (E.). *Elektrosynthetische Versuche* (*B. P.*, 1 à 12). — Eckhard (C.). *Ueber den Eintritt des in das Blut injicirten indigschwefelsauren Natrons in den Speichel* (*Ibid.*, 13-22). — Fick (A.). *Zur Phonographik* (*Ibid.*, 23-28). — Fleischl v. Marxow (E.). *Eine bisher unerkannte Wirkung des Herzschlages* (*Ibid.*, 29-54). — von Frey (M.). *Versuche zur Auflösung der tetanischen Muskelcurve* (*Ibid.*, 55-67). — Gruber (Max). *Ueber den Einfluss der Kochsalzzufuhr auf die Reaction des Harns* (*Ibid.*, 68-73). — Hüfner (C.). *Beitrag zur Lehre vom Blutfarbstoffe* (*Ibid.*, 74-81). — Tigerstedt (R.). *Zur mechanischen Nervenreizung* (*Ibid.*, 82-88). — von Schrœder (W.). *Ueber den Harnsäuregehalt des Blutes und der Leber der Vögel* (*Ibid.*, 89-100). — von Kries (J.). *Ueber das Verhältniss der maximalen zu der mittleren Geschwindigkeit bei dem Strömen von Flüssigkeiten in Röhren* (*Ibid.*, 101-113). — Gaskell (W.-H.). *Ueber die elektrischen Veränderungen welche in dem ruhenden Herzmuskel die Reizung des Nervus vagus begleiten* (*Ibid.*, 114-131). — Gaule (J.). *Der Œkus der Zellen* (*Ibid.*, 132-148). — Lauder Brunton (T.) et Cash (J.T.). *Ueber den Einfluss der Thierart und der Temperatur auf die Wirkung des Opiums und des Morphiums* (*Ibid.*, 149-163). — Bohr (Christian). *Ueber die Verbindung des Hämoglobins mit Kohlensäure* (*Ibid.*, 164-172). — Bœhm (R.). *Chemische Studien über das Curare* (*Ibid.*, 173-192). — Heger (Paul). *Einige Versuche über die Empfindlichkeit der Gefässe* (*Ibid.*, 193-199). — Schwalbe (G.). *Ein Beitrag zur Kentniss der Circulationsverhältnisse in der Gehörschnecke* (*Ibid.*, 200-220). — Woolridge (L.-C.). *Uebersicht einer Theorie der Blutgerinnung* (*Ibid.*, 221-234). — Altmann (R.). *Die Genese der Zelle* (*Ibid.*, 235-258). — Rubner (M.). *Ueber die tägliche*

Variation der Kohlensäureausscheidung bei verschiedener Ernährungsweise (*Ibid.*, 259-268).

1888-1889. — Lahousse. *Die Gase des Peptonblutes* (Arb.). — Drasch (Otto). *Beobachtungen an lebenden Drüsen mit und ohne Reizung der Nerven desselben* (*Ibid.*). — De Boeck (J.). *Die Reizung des Kaninchenrückenmarkes mit der Nadel* (*Ibid.*). — Krehl (Ludolf). *Ueber den Herzmuskelton* (*Ibid.*). — Katzenstein (J.). *Plethysmographische Beobachtungen am Frosche* (*Ibid.*). — Krehl (Ludolf). *Die Mechanik der Tricuspidalklappe* (*Ibid.*). — Hüfler (E.). *Die abgestufte Reizung des Herzvagus* (*Ibid.*).

1890. — von Frey (M.) und Krehl (L.). *Untersuchungen über den Puls* (*D. B. R.*, 31-88). — von Sobieranski (W.). *Die Ænderung in den Eigenschaften des Muskelnerven mit dem Wärmegrad* (*Ibid.*, 244-251). — von Walther (P.). *Zur Lehre von der Fettresorption* (*Ibid.*, 329-341). — Siegfried (M.). *Ueber Hæmoglobin* (*Ibid.*, 385-400). — Slosse (A.). *Der Harn nach Unterbindung der drei Darmarterien* (*Ibid.*, 483-488). — Bowditch (H.-P.). *Ueber den Nachweis der Unermüdlichkeit des Säugethiernerven* (*Ibid.*, 505-508). — Slosse (A.). *Die künstliche Verarmung der Leber an Glykogen* (*Ibid.*, 162-163, supplément); — *Die Athemgrösse des Darms und seiner Drüsen* (*Ibid.*, 164-167, supplément). — Kœppe (H.). *Muskeln und Klappen in den Wurzeln der Pfortader* (*Ibid.*, 168-173, supplément); — *Die Bedeutung des Lymphstromes für Zellen Entwickelung in den Lymphdrüsen* (*Ibid.*, 174-181, supplément). — Martinotti (C.). *Hyperæsthesie nach Verletzung des Halsmarkes* (*Ibid.*, 182-190, supplément).

1891. — Johansson (J.-E.). *Die Reizung der Vasomotoren nach der Lähmung der cerebrospinalen Nerven* (*D. B. R.*, 103-155). — Weyert (F.). *Der Uebergang des Blutzuckers in verschiedene Körpersäfte* (*Ibid.*, 187-211). — Drechsel (E.). *Beiträge zur Kentniss des Stoffwechsels* (*Ibid.*, 236-247); — *Der Abbau der Eiweisstoffe* (*Ibid.*, 248-278). — Sven Akerlund. *Das phosphorsaure Natron als Reizmittel für Muskel und Nerv* (*Ibid.*, 279-292). — Blachstein. *Die Verarmung des Peptonblutes an Kohlensäure* (*Ibid.*, 394-401). — Grandis (V.). *Ueber den Grund der geringen Kohlensäuremenge im Peptonblute* (*Ibid.*, 499-531).

1892. — Mall (F.). *Der Einfluss des Systems der Vena portæ auf die Vertheilung des Blutes* (*D. B. R.*, 409-453). — Geelmuyden (H.-Chr.). *Von einigen Folgen übergrosser Blutfülle* (*Ibid.*, 480-496). — Frank (Otto). *Die Resorption der Fettsäuren der Nahrungs Fette mit Umgehung des Brustgangs* (*Ibid.*, 497-512). — Manille Ide. *Wie erklärt sich der stillstand des überwärmten Herzens?* (*Ibid.*, 243-258). — Krehl (L.). *Ueber die Folgen der Vagusdurchschneidung* (*Ibid.*, 278-290).

1893. — von Frey (M.). *Das Plateau des Kammerpulses* (*D. B. R.*, 1-16); — *Die Ermittlung absoluter Werthe für die Leistung von Pulsschreibern* (*Ibid.*, 17-48). — Grijns (G.). *Die Temperatur des in die Niere einströmenden Blutes und des aus ihr abfliessenden Harnes* (*Ibid.*, 78-101). — Thompson (W.-H.). *Ueber die Abhängigkeit der Gliedervenen von motorischen Nerven* (*Ibid.*, 102-108). — von Frey (M.). *Zur Theorie der Luft phonographen* (*Ibid.*, 204). — Vaughan Harley. *Leber und Galle während dauernden Verschlusses von Gallen- und Brustgang* (*Ibid.*, 291-302). — Mosen (R.). *Die Herstellung wägbarer Mengen von Blutplättchen* (*Ibid.*, 352-370). — von Frey (M.). *Ein Verfahren zur Bestimmung des Trägheitsmomentes von Schreibhebeln* (*Ibid.*, 485-490). — Manille Ide. *Strom- und Sauerstoffdruck im Blute bei fortschreitender Erstickung* (*Ibid.*, 491-503).

1894. — Franck (Otto). *Eine oxydative Spaltung der Fettsäuren bei gewöhnlicher Temperatur ohne Fermente* (*D. B. R.*, 51-57). — Thompson (W.-H.). *Verlangsamen Atropin und Morphin die Absonderung des Harns?* (*Ibid.*, 116-127). — Frank (Otto). *Die Vervielfältigung von Curven auf photomechanischen Wege* (*Ibid.*, 128-129). — Tangl (P.). *Ueber den respiratorischen Gaswechsel nach Unterbindung der drei Darmarterien* (*Ibid.*, 283-296). — Frank (Otto). *Zur Lehre von der Fettresorption* (*Ibid.*, 297-308). — Siegfried (Max). *Ueber Fleischsaüre* (*Ibid.*, 401-418). — Harley (V.). *Der Einfluss des Zuckerumsatzes auf die Blutgase* (*Ibid.*, 451-454). — Hall (W.-S.). *Ueber die Resorption des Carniferrins* (*Ibid.*, 455-490). — Spiess (G.). *Ueber den Blutstrom in der Schleimhaut des Kehlkopfes und des Kehldeckels* (*Ibid.*, 503-516).

1895. — Rockwood (C.-W.). *Ueber das Vorkommen der Fleischsäure im Harne* (*D. B. R.*, 1-4). — Beyer (J.-L.). *Durch welchen Bestandtheil der lebendigen Zellen wird die Tellursäure reducirt?* (*Ibid.*, 225-241). — Garten (Siegfried). *Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Function* (*Ibid.*, 402-431).

LUMIÈRE (Production de la) ou BIOPHOTOGÉNÈSE. — Les animaux et les végétaux peuvent produire de la lumière visible. Le nombre des organismes lumineux ou photogènes connus est déjà considérable. Peut-être le serait-il encore davantage, si l'on possédait le *microphote*, c'est-à-dire un instrument plus sensible que l'œil ou que la plaque photographique.

Les êtres lumineux se rencontrent à presque tous les degrés de l'échelle des organismes vivants, depuis l'infime microbe jusqu'au vertébré.

Ils vivent dans les milieux les plus divers, dans l'air, dans la terre et dans l'eau, sur tous les points du globe, et jusqu'au fond des abîmes de la mer. Là, où sans la vie régnerait une nuit éternelle, des animaux aux formes étranges promènent dans les vallées silencieuses et profondes des fanaux étincelants, aux feux multicolores d'une incomparable beauté, tandis que dans leur sillage s'allument des forêts de polypiers, d'où jaillissent de féeriques illuminations.

Ce merveilleux phénomène naturel a bien souvent excité la verve des poètes, beaucoup plus encore la curiosité et la sagacité d'innombrables savants, et non des moindres, depuis la plus haute antiquité. Tous ceux qui ont vu seulement la « lumière volante » des Lucioles d'Italie ont été frappés d'étonnement et d'admiration. Hier encore le secret de cet admirable flambeau vivant était inconnu : il ne l'est plus aujourd'hui, et demain peut-être imitera-t-on complètement ce chef-d'œuvre de la nature.

La bibliographie concernant cette question est énorme : à elle seule, elle exigerait un fort volume. Déjà, en 1835, Ehrenberg (1) ne cite pas moins de quatre cent trente-six auteurs qui se sont occupés des animaux lumineux de la mer exclusivement et, en 1887, Henri Gadeau de Kerville (2) mentionne les travaux de trois cent vingt-six chercheurs connus qui ont écrit sur les Insectes seulement : le nombre de ces derniers pourrait aujourd'hui être porté à cinq cents environ. Par ces deux citations, on peut juger du nombre considérable de recherches se rattachant à cette étude de la *biophotogénèse*, qui constitue un des chapitres les plus intéressants de la physiologie générale, c'est-à-dire de l'étude des phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux : sa place est marquée entre celle de la *bioélectrogénèse* ou production de l'électricité et celle de la *biothermogénèse* ou production de la chaleur.

Végétaux lumineux. — L'existence de la fonction photogénique n'a été constatée avec certitude que chez les végétaux achlorophylliens.

Tous les végétaux lumineux rentrent dans deux groupes de Champignons : les *Hyphomycètes* et les *Bactériacées*.

Hyphomycètes. — Marc Alpine (4) a énuméré vingt et une espèces de champignons lumineux, dont sept douteuses : onze appartiennent au genre *Pleurotus* et cinq d'entre eux se trouvent en Australie (5).

On avait émis l'opinion que la luminosité des Hyphomycètes est due à des Bactériacées photogènes parasites (6); R. Dubois a montré que cette opinion était erronée en ce qui concerne *Agaricus olearius*, mais il a vu des Bactéries lumineuses se développer sur des moisissures (*Aspergillus niger*) poussées accidentellement dans un bouillon renfermant de l'asparagine.

En général, chez les Hyphomycètes jeunes, c'est l'hyménium qui brille et même exclusivement; mais chez les vieux, cette partie s'obscurcit et le pied peut devenir lumineux superficiellement, et même dans la profondeur.

D'après Molisch, les spores d'*Agaricus olearius* ne brillent pas; il paraît en être de même chez *Agaricus igneus* et chez *Pleurotus japonicus*.

Toute la plante brille chez *Agaricus gardneri*, Champignon brésilien, qui émet une magnifique lumière verte, même par le dessus du chapeau. L'intensité de la lumière est assez forte pour qu'on puisse facilement lire dans l'obscurité.

Dans certaines espèces, chez *Agaricus melleus*, par exemple, le Champignon adulte ne brille pas, alors que le mycélium est lumineux. Ce sont ces mycéliums qui rendent très souvent phosphorescents les vieux bois, les racines, les écorces et même les feuilles mortes, celles du chêne et celles du hêtre, plus spécialement. La phosphorescence se montre principalement sur les essences suivantes : bouleau, hêtre, aune, marronnier, châtaignier, sapin, chêne blanc, saule, noyer. On voit souvent se déve-

lopper ces mycéliums dans les mines, sur les poutres de bois, où ils émettent une lumière comparable au clair de lune et suffisante pour remplacer tout autre éclairage.

La phosphorescence a été aussi observée sur des bois frais qui ne portaient aucune trace de mycélium (Dubois, Molisch); R. Dubois n'a pu y constater que la présence de Bactériacées d'une belle couleur verte dont les colonies avaient un joli aspect fluorescent. On peut se demander si, dans ces conditions, la lumière n'est pas due à l'émission par le bois de radiations obscures capables de devenir visibles grâce à la substance fluorescente des Bactéries parasites. **Brefelds** (8) a cultivé les spores d'*Agaricus melleus* sur bouillon de pruneaux : il a observé d'abord un mycélium, puis un petit sclérote, ensuite un rhizomorphe et enfin des hiffes, dont la partie émergée seule brillait. Divers autres expérimentateurs ont obtenu les mêmes résultats. Molisch s'est servi avec succès comme milieu de culture d'un bouillon de pain cuit pas trop fluide inoculé avec des myceliums et contenu dans une carafe. Le mycélium brille peu ou pas, mais seulement les rhizomorphes : on peut les conserver lumineux pendant plusieurs mois.



Fig. 107. — Feuille morte de chêne en partie envahie par un mycélium phosphorescent (5).

La luminosité des hyménomycètes disparaît rapidement dans les gaz neutres : azote, hydrogène, et reparaît à l'air. L'oxygène n'augmente pas son éclat. Les vapeurs d'éther et de chloroforme la suspendent si leur action n'est pas assez prolongée pour tuer les cellules qui fabriquent le principe photogène. Ce dernier ne peut être extrait parce que, la luminosité étant continue, il est consommé au fur et à mesure de sa production. C'est aussi ce qui explique pourquoi toute cause ralentissant l'activité cellulaire ou la supprimant agit de même sur la lumière, mais ce n'est pas

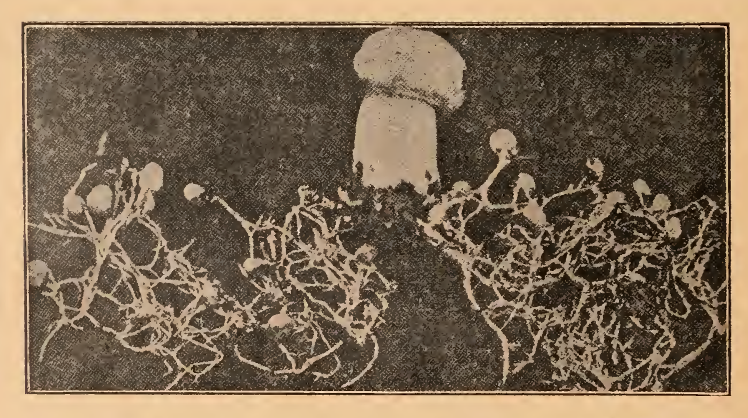


Fig. 108. — Champignon lumineux et mycélium phosphorescent dont il est issu (172).

une preuve que la luminosité soit le résultat direct du fonctionnement cellulaire. La lumière se produit entre 3° et 48°, son optimum est vers 15° en général.

Dans les cellules des hyphes de *Clitocybe illudans*, la luciférine est sécrétée et consumée dan les vacuolides du cytoplasme, d'après Ulric Dahlgren (172).

Bactériacées lumineuses, microbes lumineux ou photobactériacées. — On a signalé une trentaine d'espèces de Photobactériacées appartenant à cinq ou six genres (5) : *Micrococcus, Bacterium, Bacillus, Microspira, Pseudomonas.* R. Dubois (7 p. 16-17), puis Lehmann (10) ont signalé le polymorphisme des Photobactéries de plusieurs espèces,

Beijerinck (9) a proposé de réunir toutes les espèces dans le seul genre *Photobacterium*. Mais Fischer a combattu cette proposition et critiqué la classification de Beijerinck basée sur la physiologie.

D'après R. Dubois, des individus primitivement immobiles peuvent devenir mobiles par l'acquisition de cils. (Fig. 110.)

La forme la plus commune est celle de bactéries en forme de biscuit ou de semelle. (Fig. 109.)

Les classifications proposées, en particulier celle de Migula, seraient, d'après Molisch (6, p. 85), certainement provisoires. Leur polymorphisme et leur polybiose s'opposent à toute classification morphologique ou physiologique rationnelle (R. Dubois). Certaines Bactéries changent de forme sans perdre le pouvoir photogène; d'autres, au contraire, peuvent cesser de briller tout en conservant leur forme suivant le milieu, l'âge, etc. (R. Dubois, 7, p. 17). La fonction photogène n'est donc pas liée à une condition essentielle de la vie de ces petits organismes.



Fig. 109 — Photobactérium sarcophilum Dubois.

État naturel des photobactéries. — Les Photobactéries se trouvent dans l'eau de la mer et principalement à la surface de beaucoup d'animaux marins qu'elles rendent phosphorescents quelques heures après qu'ils sont morts. En 1886, R. Dubois enferma dans des bocaux stérilisés des poissons pêchés en pleine mer : au bout de trois jours, ils étaient phosphorescents (7, p. 11) : mais c'est Pflüger qui, en 1875, émit le premier l'idée que la phosphorescence des Poissons morts devait être le résultat de l'activité de micro-organismes particuliers. F. Ludwig, en 1884, attribua à un même microbe la luminosité des Poissons, de la viande et même des bois lumineux : il lui donna le nom de *Micrococcus Pflugeri*.

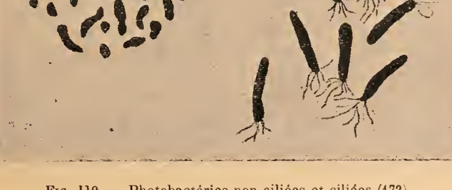


Fig. 110. — Photobactéries non ciliées et ciliées (172).

Les Poissons d'eau douce ne deviennent pas spontanément lumineux après leur mort, mais cela tient probablement à ce que le milieu de culture doit toujours renfermer une certaine quantité de chlorure de sodium, car B. Issatschenko a découvert dans l'eau douce et sur des animaux qui s'y trouvaient, une Bactérie lumineuse (*Bacterium Hippanis* Issatsch.) se cultivant bien dans les bouillons de gélatine peptone salés à 3 p. 100.

La plupart des Poissons de mer deviennent spontanément lumineux après leur mort, mais il y a des exceptions : la Torpille électrique (R. Dubois), *Mustelus lævis* (Russo) et l'*Acanthias vulgaris*.

La phosphorescence des Poissons cesse au moment où commence la putréfaction.

La viande de boucherie présente assez souvent le même phénomène, surtout quand la température est voisine de + 10°, vers Pâques par exemple. Elle a été observée souvent sur la viande du Porc, du Cheval, du Bœuf, du Mouton et même sur celle du Lapin. En 1891, R. Dubois isola le premier à l'état de pureté, un microbe lumineux trouvé sur un Lapin dépouillé (7) : il lui donna le nom de *Photobacterium sarcophilum* (fig. 109). Il est polymorphe et présente aussi des variations physiologiques accompagnées

ou non d'extinction de la lumière. Ce microbe ne doit pas être confondu, sauf le cas de polymorphisme, avec *Micrococcus phosphoreus* Cohn., qui, d'après Nadson et Molisch, n'est pas un microcoque et que pour cette raison le dernier de ces deux observateurs a nommé *Bacterium phosphoreum* (6, p. 60). Cette espèce, d'après Molisch, serait celle qui produit ordinairement la phosphorescence de la viande. Elle existe un peu partout sur le continent, et, pour se la procurer, il suffirait d'abandonner à l'air de la viande de Bœuf ou de Cheval à moitié immergée dans de l'eau salée à 3 p. 100 pour voir cette dernière devenir lumineuse 87 fois sur 100. Ce Schizomycète est très brillant. Toutefois, la phosphorescence de la viande de boucherie peut être produite par diverses espèces ou variétés, dont *Bacterium phosphoreum* serait la plus répandue.

Les Photobactériacées se trouvent non seulement à la surface des mers, mais aussi dans les profondeurs : ces dernières sont les Halibactéries lumineuses de Richard (13).

L'ingestion des viandes lumineuses n'a jamais causé d'accidents : la présence des Photobactéries indique même l'absence du *Bacterium termo* de la putréfaction, qui les éteint. C'est sans doute à la présence de ces mêmes microorganismes qu'il faut attribuer la phosphorescence de diverses matières alimentaires : œufs d'Oiseaux, fromages, légumes, tels que Navets, Pommes de terre cuites, Carottes, Choux avariés, charcuterie, etc., et même celle des cadavres humains constatée par divers observateurs.

On a aussi fréquemment noté des cas de phosphorescence chez des individus vivants : phosphorescence de la sueur, de l'urine, et même des excréments. Mulder (4, p. 7) a rapporté l'observation d'un malade qui rendit des excréments phosphorescents après avoir mangé des Squilles mal conservées. L'urine normale de la *Mouffette* d'Amérique serait également phosphorescente, d'après Azara. Nombreuses sont les observations de plaies lumineuses à la suite de blessures chez l'Homme. Quoy et Gaimard (14) ont observé une Tortue qui portait sur le dos une plaie phosphorescente. En 1885, R. Dubois inocula des Photobactéries à une plaie située sur le dos d'une Grenouille et vit la phosphorescence se maintenir pendant douze heures. Elle disparaissait presque aussitôt sur les plaies des animaux à sang chaud. En 1889, Billet et Giard observèrent sur la plage de Wimereux des *Talytres* phosphorescents. Ces petits Crustacés étaient visiblement malades et leur sang était rempli de Photobactéries mesurant environ 2 μ. Ils parvinrent à les inoculer à des *Orchestries*, à *Hyale Nilsoni* Rathke, à *Ligia oceanica* L. et même à des Isopodes terrestres : *Piloscia muscorum* et *Porcellio scaber* (*Cloporte*). Les Crevettes, les Palémons, les Crabes placés dans de l'eau rendue phosphorescente par les Talytres écrasés se couvrent d'une couche phosphorescente, mais ne deviennent pas malades (16). Plus tard, Tarchanoff a rendu une Grenouille lumineuse pendant deux ou trois jours en lui injectant du bouillon de culture photobactérienne dans les sacs lymphatiques : l'animal n'a pas succombé, grâce à sa puissante phagocytose (17).

D'après Richard, les Halibactéries lumineuses sont dangereuses pour les petits mammifères : elles ressemblent par la forme au Vibrion du choléra, mais elles s'en distingueraient en ce que ce dernier ne se cultiverait pas dans l'eau de mer (13).

La maladie lumineuse a été observée chez des *Mouches*, des *Moustiques* et des *Cousins* par Goblitz, Alenizyn, Brischke, Sarokin, Schmidt, Tarnomi et plus récemment, en 1904 et 1910, par B. Issatscheryko, au mois de juin, dans des endroits buissonneux, près de la ville de Nikolaieff dans le village de Warwarowka, sur des Cousins, d'où le nom de *Bacterium* (Photobacterium) *chironimi* donné à la Bactérie lumineuse qui paralyse et tue ces Diptères. Peut-être pourrait-on lutter contre les maladies transmissibles à l'Homme par les piqûres des Insectes en propageant dans les endroits malsains cette Photobactérie qui se cultive facilement en bouillons salés à 3 p. 100.

C'est à la même cause sans doute que l'on doit la luminosité des *Courtillières*, dont parle Ludwig et peut-être aussi celle des *Fulgores* de Sibille de Merian.

La luminosité observée chez des Oiseaux (Effraye, Héron) (18) peut avoir la même origine, étant donné surtout que l'on a observé ce phénomène dans des œufs en incubation (19). Pourtant il pourrait s'agir également de parasites animaux, tels que des *Podures* ou aussi de débris d'Hyphomycètes poussés dans des troncs d'arbre vermoulus où habitent souvent les Oiseaux nocturnes.

Les photobactéries peuvent exister en symbiose sur des animaux vivants photogènes par eux-mêmes, tels que *Pholas dactylus* et *Pelagia Noctiluca* (R. Dubois, 7, p. 15), mais ils ne contribuent pas à la production de la lumière dans ces conditions.

Dans l'eau de mer, on ne les voit pas briller à l'état naturel, ni même sur les animaux vivants et sains, comme les Poissons, à la surface desquels ils vivent parfois en grande quantité. Ce n'est donc pas à eux qu'il fallait, comme l'a fait Beijerinck, attribuer la phosphorescence de la mer du Nord, qu'il avait eu l'occasion d'observer dans l'été de 1888, à un moment où l'on rencontrait des Noctiluques et beaucoup de Cœlentérés. La plupart de ces derniers sont photogènes : ils sont poussés parfois en très grande quantité sur les côtes où ils meurent et se désagrègent en communiquant à l'eau de mer une phosphorescence faible et tranquille (R. Dubois, 20). On peut imiter ce phénomène en laissant mourir et se désagréger dans un grand bac ces animaux pélagiques : en agitant l'eau avec un bâton, on voit partir de tous les points des myriades d'étincelles en l'absence de tout organisme vivant lumineux.

Culture des Photobactéries. — Toutes les Photobactéries se cultivent facilement sur des bouillons de gélatine peptone neutres ou très légèrement alcalins, mais salés avec 3 p. 100 de sel marin.

Beijerinck a trouvé que tous les aliments ne conviennent pas également bien à toutes les espèces, aussi a-t-il proposé de diviser les Photobactéries en deux classes :

1° *Photobactériacées à peptones*, se contentant pour croître et briller d'absorber de la peptone et un corps albuminoïde;

2° *Photobactériacées à peptones et à carbone*, exigeant la présence simultanée d'un corps du groupe des peptones, qui fournit l'azote nécessaire, et d'un composé carboné sans azote.

Beijerinck appelle « plastiques » les aliments propres à entretenir la croissance et la multiplication. Une substance capable de développer la luminosité est toujours plastique, mais l'inverse n'a pas forcément lieu.

R. Dubois a fait remarquer à ce propos que les peptones servant aux cultures sont des produits fort complexes et qu'il eût été utile de rechercher d'abord à quoi ils doivent leur activité. Il a pu extraire de peptones du commerce de notables quantités de lécithine par l'éther à 65°. Ce produit ajouté à l'agar-agar salé suffit pour donner à ce milieu les qualités nécessaires pour obtenir des cultures lumineuses. Avec *Photobacterium sarcophilum* Dubois, les bouillons d'agar lavé à l'acide chlorhydrique, puis à l'ammoniaque, et salés ne donnent qu'un développement très misérable et sans lumière. Mais vient-on à ajouter à ce bouillon des nucléines ou des lécithines, on obtient des cultures très lumineuses. La lécithine n'agit, dans ces conditions, que par ses produits de décomposition : acides gras, acide phosphoglycérique, névrine, qui se séparent par la chaleur pendant la stérilisation. Toutefois, l'addition au bouillon d'agar-agar d'acides gras neutralisés (savons) ne donne pas de cultures lumineuses. Il en est de même si l'on ajoute à ce bouillon, en plus, de la névrine ou un sel de névrine (chlorhydrate). Au contraire l'acide phosphoglycérique avec l'agar-agar, qui renferme de l'azote, donne de belles cultures, mais on obtient un meilleur résultat encore en ajoutant à l'agar-agar du phosphoglycérate de névrine.

Pour faciliter la recherche des substances les plus propres à produire la luminosité, R. Dubois s'est servi de bouillons liquides permettant d'éliminer les substances colloïdales mal définies, telles que gélatine, agar-agar. Il a constaté ainsi que le phosphoglycérate de névrine dans l'eau salée à 3 p. 100, donne des bouillons lumineux, mais ces sortes de composés ne sont pas indispensables. On peut, par exemple, à la névrine substituer l'asparagine, l'urée ou même simplement des sels ammoniacaux. Avec le phosphate d'ammoniaque, la glycérine et l'eau salée à 3 p. 100, R. Dubois a pu obtenir des cultures lumineuses de *P. sarcophilum*, bien que Beijerinck ait prétendu que les sels ammoniacaux, les nitrates et les nitrites ne peuvent fournir de l'azote aux Photobactéries.

C'est l'asparagine qui donne les meilleurs résultats. On peut conserver pendant plusieurs semaines des bouillons lumineux constitués uniquement par des substances chimiquement définies sans addition de colloïdes. La formule suivante de R. Dubois a

permis de suivre aisément la marche de la fermentation photogène et d'étudier les substances qui favorisent, entravent ou suppriment le pouvoir éclairant.

	grammes.
Eau commune	100
Asparagine.	1
Glycérine.	1
Phosphate de potasse.	0,10
Sel marin.	3

La glycérine elle-même peut être remplacée par divers autres aliments carbonés : dextrine, sucre, glucose, dulcite. La lactose donne les meilleurs résultats.

Ce bouillon chimique a permis d'obtenir des cultures lumineuses avec diverses espèces de Bactériacées et, en particulier, avec *Photobacterium phosphoreum*. Il a l'avantage de ne pas se putréfier facilement comme les bouillons de gélatine peptone et il s'altère difficilement à l'air. R. Dubois a employé également des bouillons renfermant exclusivement des substances végétales retirées des tourteaux de graines oléagineuses (21)[1].

D'une manière générale, le milieu de culture doit être neutre ou légèrement alcalin, mais une trop forte alcalinité est nuisible. Certaines Photobactériacées, peut-être toutes, peuvent se développer en milieu légèrement acide, car la viande phosphorescente fraîche et le mucus de Poisson de mer lumineux frais ont une réaction légèrement acide. Expérimentalement, R. Dubois a montré que *P. sarcophilum* peut se développer et même briller dans un bouillon gélatineux assez fortement acide, comme celui de gélatine peptone non neutralisé (7), mais il a constaté, en outre, que cette faculté ne s'exerce que grâce au pouvoir que possède le microorganisme de sécréter une substance alcaline qui lui fait un milieu convenable à son développement et à son fonctionnement photogène. Il doit en être ainsi pour beaucoup de microbes pathogènes, qui peuvent se préparer un terrain de culture et, pour cette raison, sont toujours inoculables, tandis que d'autres exigent un état de réceptivité qu'ils ne peuvent créer par eux-mêmes.

L'*acidité* est néanmoins contraire à la photogénèse, alors même que la multiplication, et par conséquent la nutrition, continuent à s'exercer. La luminosité, disparue depuis plusieurs mois, dans de telles conditions, peut être ramenée par le transport des Photobactéries éteintes sur un bouillon légèrement alcalin (R. Dubois, 7, p. 17). On peut donc ainsi éteindre et rallumer successivement des cultures en changeant la réaction du milieu, ce qui prouve bien que la fonction photogénique est indépendante de la vie elle-même de la Photobactérie. Ce fait a été mis en évidence depuis les expériences de R. Dubois, par plusieurs autres expérimentateurs.

L'action des *sels* est très intéressante à connaître. Le chlorure de sodium est nécessaire à la nutrition de la Photobactérie et à son développement, mais une très petite quantité serait suffisante pour cela. D'après Mac Kenney (11), le sodium pourrait être remplacé par le magnésium, mais le potassium, le baryum, le strontium ne peuvent pas remplacer le sodium. L'auteur a négligé de dire si ses bouillons étaient absolument dépourvus de sodium, ce qui pourtant eût été indispensable, mais est peu vraisemblable.

La proportion de 3 p. 100 de sel que l'on ajoute au bouillon est beaucoup plus grande que celle qui est nécessaire à la nutrition du microorganisme, mais elle est utile pour donner au milieu une tonicité déterminée, indispensable à l'accomplissement de la Photogénèse. Si le bouillon est trop ou trop peu salé, il ne brille pas; on peut à volonté éteindre un bouillon en ajoutant du sel marin, et ranimer un bouillon, éteint de cette façon, en rajoutant de l'eau. Ce fait est très général et n'est pas particulier aux Photobactériacées. Il se produit en effet avec de l'eau rendue phosphorescente par la désagrégation de Cœlentérés photogènes, avec le mucus lumineux de la Pholade, etc. Le milieu extérieur, en d'autres termes, doit être isosmotique, à peu près, avec le milieu intérieur des Bactériacées.

On peut remplacer la dose de sel marin isosmotique par d'autres doses de différents corps : sucre, sels divers (chlorures de potassium, de magnésium, azotate de potassium,

1. Voir : Éclairage par les microbes, p. 287.

iodure de potassium, sulfate de potassium, sulfate de magnésium) (Dubois, Beijerink, Molisch).

Le rôle de l'*oxygène* est important à connaître.

Pour briller, les Photobactéries ont besoin d'oxygène. Si l'ensemencement sur gélatine est fait dans un sillon profond, elles peuvent briller encore, et, si ce bouillon contient de la lécithine, il se produit alors un phénomène singulier. De chaque côté du sillon, on voit se former de petites sphères imitant des cellules, et ces sphères se déformant par pression réciproque au fur et à mesure de leur naissance et de leur accroissement, on assiste à la formation d'un véritable tissu, qui rappelle par son aspect extérieur celui des organes lumineux des Insectes, et qui, comme eux, est extérieurement limité par une *zone crayeuse*. Mais l'examen microscopique montre que ces cellules sont dépourvues de noyau; il n'en est pas moins vrai que ce sont de singulières formations plastidaires dues au travail physiologique des microbes et que vues à un grossissement suffisant, certaines Photobactéries (fig. 111) présentent précisément l'aspect caractéristique de ces éléments constitutifs des cellules que Dubois a découverts et décrits sous le nom de *vacuolides*, qu'il a assimilés à de *petits leucites* et que l'on appelle aujourd'hui, à tort, *mitochondries* (3, p. 70 et 78, 1898).



Fig. 111. — Photobactéries vues à un fort grossissement présentant l'aspect des « vacuolides » de R. Dubois (mitochondries des Allemands).

D'après Beijerinck, les Photobactériacées constituent le plus délicat réactif de l'oxygène que l'on connaisse. Les très faibles quantités de gaz mises en liberté par la lumière agissant sur des Algues vertes unicellulaires, suffisent à rendre la luminosité à un bouillon qui s'est éteint par suite de l'absorption de l'O par les Photobactériacées : la lueur d'une allumette serait même suffisante. Beijerinck a montré également qu'après addition d'hydrosulfite, le bouillon continue à briller assez longtemps et que les Photobactéries, en présence du bleu d'indigo décoloré, redeviennent phosphorescentes avant que celui-ci bleuisse, ce qui indiquerait une affinité plus grande pour l'oxygène. Elles réduisent le bleu d'indigo, à la condition qu'il soit absorbé. Le même auteur fait remarquer que dans un tube la surface seule du bouillon brille, et que, si on fait arriver de l'air, aussitôt tout s'éclaire; mais, comme le fait remarquer avec raison Molisch, tant que l'on n'aura pas prouvé que la production de la lumière est liée à une production proportionnelle d'acide carbonique, on ne sera pas en droit d'identifier la luminescence à la respiration, quoiqu'il y ait vraisemblablement des relations, mais indirectes, entre ces deux phénomènes. Enfin, les Photobactéries peuvent croître et se multiplier sans éclairer, et pourtant elles respirent (Ludwig, R. Dubois).

Lorsque la température s'élève, l'intensité de la respiration croît d'une façon continue, tandis que l'intensité lumineuse n'augmente que jusqu'à un certain degré pour diminuer ensuite. En d'autres termes, il n'y a pas concordance entre la courbe respiratoire et celle de la luminosité en fonction de la température.

Beijerink admet que dans les cultures lumineuses l'oxygène est dans deux états

différents : il y aurait l'oxygène « excitateur » ne pouvant servir à la luminosité parce qu'il est fixé pour être utilisé pour la multiplication et la fermentation et l'oxygène « photogénique » qui serait dans un état de plus grande liberté, mais non en simple dissolution, parce qu'il peut dans le vide rester fixé. Il est certain que, si l'on place des Poissons morts phosphorescents dans l'air raréfié, la lumière peut non seulement persister assez longtemps, mais même s'exagérer au début. Toutefois, ce phénomène peut recevoir une autre explication que celle proposée par Beijerinck.

La *sécrétion* alcaline, dont il a été question plus haut, n'est pas la seule qui ait été constatée chez les Photobactériacées. Ordinairement, elles ne liquéfient pas la gélatine, mais cela peut se produire cependant pour certaines espèces polymorphes, ou seulement pour des formes particulières résultant de ce polymorphisme (R. Dubois, 7, p. 2). Il est donc nécessaire que des substances liquéfiantes et très probablement des zymases soient sécrétées. Beijerinck a montré d'une manière très élégante la sécrétion de zymases saccharifiantes par quelques Photobactériacées. Si l'on cultive certaines espèces sur des plaques enduites de bouillon privé de substances carbonées, elles ne tardent pas à s'éteindre. Si elles ne sécrètent aucune zymase saccharifiante, on peut laisser tomber à leur surface des grains de fécule ou d'amidon sans voir apparaître de la lumière en ces points, tandis que des particules de maltose en provoquent rapidement la production. Au contraire, d'autres Photobactériacées productrices de zymases saccharifiantes s'éclairent dans les points où l'on a laissé tomber de l'amidon ou de la fécule cuits, lesquels ont dû, par conséquent, être préalablement saccharifiés. Il est bien évident, d'ailleurs, que les aliments présentés aux Photobactéries ont, en général, besoin d'être modifiés avant d'être absorbés et assimilés.

Dans les bouillons liquides de culture, au fur et à mesure que la vie des Photobactéries se prolonge, on voit apparaître des produits d'*excrétion* : cristaux de phosphates de chaux, de phosphates ammoniaco-magnésiens, des matières provenant de la décomposition des produits azotés : tyrosine, leucine, cristaux radiés analogues à ceux que l'on rencontre dans les organes lumineux des Insectes, etc., et le milieu devient acide.

Le microscope ne permet pas de fixer le siège de la luminosité des Photobactéries en raison de leur petitesse. Contrairement à ce qui a été récemment avancé par Ulric Dahlgren (172), R. Dubois a combattu l'hypothèse que le photogène est le résultat d'une excrétion et qu'il ne brille qu'en dehors du microorganisme. En effet, si l'on filtre un bouillon lumineux avec un filtre de porcelaine, le liquide filtré est obscur. Il est vrai que l'on peut objecter que le filtre de porcelaine peut aussi arrêter les granulations et surtout ces zymases à gros grains que R. Dubois a dénommées *macrozymases*, dont l'une d'elles est nécessaire à la photogénèse. On peut supposer aussi que, la sécrétion externe étant peu active, le produit mis en liberté est rapidement détruit par le passage au travers du filtre. La première objection seule subsiste, si, au lieu du filtrage, on emploie la centrifugation pour séparer les Photobactéries de leur bouillon. Dans ce cas, on obtient un précipité dense, lumineux, surnagé par un liquide obscur. R. Dubois s'est assuré que le liquide filtré ne renferme ni luciférine, ni luciférase, et il est évident que ces deux corps, dont le seul mélange suffit à donner de la lumière, en présence de l'eau et de l'O, ne coexistent pas non plus dans le liquide centrifugé obscur.

Existe-t-il des principes chimiques photogènes à l'intérieur de la Photobactérie ? ou bien la photogénèse n'est-elle pas plutôt le résultat direct de l'activité physiologique, vitale de la cellule ? Dewar, et d'autres, ont soutenu cette dernière opinion. Si l'on congèle un bouillon lumineux et qu'on le broie avec du sable pour détruire complètement (?) les cellules bactériennes, la lumière n'existe plus à la décongélation. Mais qui ne sait que cette opération mécanique brutale est susceptible d'altérer physiquement ou chimiquement beaucoup de composés, et la substance photogène, en particulier, est très labile, puisqu'elle peut s'oxyder lentement à l'air sans donner de lumière. Les partisans de la « théorie vitale » invoquent encore ce fait qu'il y a suppression brusque de la lumière quand on chauffe un bouillon lumineux ou que l'on provoque la catalyse cellulaire par l'action osmotique de l'eau distillée. Mais, dans ces conditions, l'extinction est toujours précédée d'une exaltation de l'éclat lumineux. C'est qu'alors les photogènes

existant sont très vivement oxydés et que la cellule, étant en même temps détruite, ne peut plus en fabriquer d'autres. Enfin, on a fait valoir encore que par les dissolvants les plus divers, particulièrement par ceux des lipoïdes, on n'avait pu extraire, même des Bactéries desséchées préalablement, aucun photogène. Ce fait n'a rien de surprenant puisque l'on sait depuis les recherches de R. Dubois que les substances qui réagissent l'une sur l'autre pour donner de la lumière sont de nature protéique et que le seul liquide qui pourrait former avec elle des sols, l'eau, provoque justement la destruction de l'une d'elles, avec émission de lumière. D'autre part, on conçoit facilement que les Photobactériacées, comme les autres Champignons, ayant une luminosité continue, les photogènes doivent être consommés au fur et à mesure de leur production et ne peuvent s'accumuler, comme cela arrive pour les organes des animaux à photogénèse intermittente, ce qui rend inapplicable le procédé d'extraction imaginé par R. Dubois pour ces derniers.

E. Newton Harvey (173) a, par ailleurs, démontré que la poudre obtenue avec les cultures desséchées des Protobactéries se comporte comme celle obtenue avec les organes lumineux des Vers luisants (Lampyrides), et qu'en outre, le principe photogène des Bactéries est vraisemblablement de nature protéique. Enfin, d'autres ont avancé que la luciférine est le résultat d'une ségrégation qui peut être observée dans l'intérieur du corps cellulaire après fixation et coloration. Cette ségrégation se ferait dans l'intérieur d'une vacuole centrale, dont l'existence a été constatée par Ulric Dahlgren, et par divers observateurs (v. fig. 111). Dans les individus de cultures activement lumineuses, cette vacuole est bien visible, mais elle disparaît quand la production de la lumière est suspendue provisoirement, les Photobactéries restant bien saines, en bon état de nutrition et d'active multiplication (172, p. 24). Il est extrêmement important de rapprocher ces constatations de celles qui furent faites en 1886 par R. Dubois (64) dans les organes lumineux des Insectes et d'autres animaux lumineux, montrant que la réaction photogène s'opère précisément dans les vacuoles de ces petits organites élémentaires, qui sont le dernier état de différenciation morphologique de la substance vivante ou bioprotéon. Cette *structure vacuolidaire* a été également reconnue dans les zymases à gros grains (luciférase, purpurase), par R. Dubois. Elle est caractérisée par une substance centrale remplissant la vacuole et par une enveloppe, plus ou moins épaisse, la limitant et de nature différente. C'est précisément cette disposition qui avait amené R. Dubois à comparer leur fonctionnement à celui d' « infiniment petits dialyseurs » et à les considérer comme de petits *leucites* (3, p. 70 et 78).

Cette interprétation de R. Dubois a été reprise et développée, au point de vue morphologique, par un de ses élèves, Guilliermont, de Lyon, et par d'autres, à propos des mitochondries végétales, tandis qu'un autre de ses élèves, Regaud, de Lyon, reprenait pour son compte, en le généralisant, le mécanisme vacuolidaire découvert par R. Dubois chez les organismes lumineux. On doit reprocher à ces auteurs, ainsi qu'à ceux qui se sont occupés du même sujet, d'avoir substitué au mot « vacuolide » de Dubois, si caractéristique cependant, celui, plus récent et moins justifié, que Benda a donné à ces mêmes formations élémentaires. Les vacuolides de Dubois, les bioblastes d'Altmann et les Mitochondries de Benda ne sont donc que de petits leucites, comme l'avait indiqué R. Dubois le premier, et comme tout le monde l'admet aujourd'hui. Il est à noter que les travaux d'Altmann furent déconsidérés parce qu'il avait établi un rapprochement entre les Bactéries et les bioblastes ou vacuolides. Sous certains rapports, cependant, la comparaison entre la structure des Photobactéries décrite par Ulric Dahlgren et celle des vacuolides découverte par R. Dubois pour la première fois dans les organes lumineux des Insectes est très suggestive au point de vue de la généralité du processus biophotogénétique. Enfin, il est curieux également de rappeler, à ce propos, que R. Dubois a vu se former dans des colonies des Photobactéries cultivées en sillon profond dans un bouillon très riche en lécithine des amas de cellules donnant par leur agglomération et leur pression réciproque l'apparence d'un tissu végétal.

Ajoutons que de nombreuses tentatives faites pour extraire des bouillons lumineux un principe volatil photogène ont complètement échoué (R. Dubois).

Dans les *gaz neutres*, azote et hydrogène, la lumière persiste longtemps, mais finit par s'éteindre, sans que l'on puisse dire si c'est l'oxygène qui manque à une combustion

photogène, ou bien si c'est simplement la respiration, sans laquelle la nutrition et l'élaboration des corps photogènes lumineux ne peut se faire.

Un courant d'*acide carbonique* à la pression ordinaire traversant un bouillon lumineux affaiblit beaucoup la lumière. Il la supprime complètement à six atmosphères.

Les *anesthésiques généraux*, tels que l'éther et le chloroforme, abolissent définitivement la luminosité, quand on les fait agir fortement et assez longtemps, en tuant les Photobactéries; mais, avec des ménagements, on peut suspendre seulement pour un temps le pouvoir photogène. On peut même habituer progressivement les microbes lumineux à supporter les vapeurs d'éther sans s'éteindre rapidement.

L'action de la température a été étudiée par plusieurs observateurs. En 1862, Heller avait remarqué que l'eau, rendue lumineuse par des Poissons, brillait encore à — 14°. Forster, et après lui John, ont affirmé que les Photobactéries peuvent se multiplier à ± 0°. Il résulte des expériences de R. Dubois (7, p. 5) que le *Photobacterium sarcophilum* brille et se développe le mieux au voisinage de 12°. Il peut supporter une température de 20° sans s'éteindre, aussi bien dans les bouillons alcalins que neutres ou légèrement acides. Si l'on élève rapidement la température, on voit les cultures pâlir entre 30° et 40° et s'éteindre définitivement vers 50°. Au contraire, si l'on refroidit brusquement une culture lumineuse, la lumière pâlit, mais ne s'éteint pas vers — 3°. Elle persiste encore à — 7°, alors que le contenu du tube, dans le cas d'un bouillon liquide, est congelé.

Il s'agit ici de refroidissement brusque; mais, d'après Mc Kenney (11), la température limite pour l'émission lumineuse continue, durable, est un peu au-dessous de celle de la nutrition.

Un changement soudain ou graduel de température est sans effet excitateur durable sur la luminescence : il ne la stimule pas. Il n'y pas de lumière dans les cultures maintenues à une température inférieure à 0°. Une température supérieure à celle qui est optimale pour la croissance est nuisible à la phosphorescence. Le *bacterium phosphorescens* serait capable de s'adapter à une température de 35°, c'est-à-dire supérieure de cinq degrés à la température maxima de la luminescence. C'est peut-être de cette façon que l'on pourrait expliquer les cas de phosphorescence observés chez l'homme.

Éclairage par les Photobactéries. — La meilleure lumière pour l'éclairage serait celle qui contiendrait la quantité maxima de radiations de longueur d'onde moyenne unie à la quantité minima de radiations calorifiques et chimiques.

A l'heure actuelle, ce qui se rapproche le plus de cet éclairage idéal, c'est la lumière froide physiologique, dite lumière vivante.

Les microbes lumineux produisent dans certains cas une belle luminescence, d'un éclat particulier. La lumière qu'ils émettent contient si peu de rayons chimiques qu'il faut un très long temps de pose pour obtenir un cliché : les radiations calorifiques sont en quantité infinitésimale, et le spectre est très peu étendu du côté du rouge. Malgré cela, Molisch et Nadson ont pu observer chez de jeunes plantes des phénomènes d'héliotropisme.

Cependant la force de pénétration de cette lumière est assez grande pour lui permettre de traverser, mais seulement après vingt ou vingt-cinq heures de pose, des corps opaques, tels que de minces planchettes de bois ou des feuilles de carton peu épaisses, mais non des feuilles d'aluminium, comme font les rayons X (R. Dubois 21 et 24).

Dans les cultures ordinaires, le pouvoir éclairant est faible et très limité, mais R. Dubois a pu l'accroître considérablement par deux procédés.

Le premier consiste à cultiver les Photobactéries dans des bouillons liquides dont on peut remplir des vases de verre de toutes dimensions. Ces bouillons contiennent de l'eau commune, du sel marin, un aliment ternaire, un aliment quaternaire azoté, un aliment phosphaté.

Après avoir essayé des quantités considérables de produits ou de mélange de produits, il a reconnu que les meilleurs résultats étaient fournis par les suivants :

Aliments ternaires : glycérine, mannite.
— quaternaires : peptones, asparagine.
— — phosphorés : lécithine, phosphate neutre de potasse.

Les peptones fournissent de bons résultats, mais elles ont le grand inconvénient de nécessiter une stérilisation parfaite, sans quoi le bouillon est rapidement envahi par les

microbes de la putréfaction. Il dégage alors une odeur infecte et s'éteint rapidement. L'asparagine, employée pour la première fois par R. Dubois, ne présente pas ces inconvénients et permet d'obtenir des bouillons à prix moins élevé et nécessitant moins de précautions pour la stérilisation.

Plus tard, R. Dubois (21) a perfectionné ce premier procédé en enduisant la paroi interne de récipients en verre d'une couche de bouillon gélatineux, adhérent et inoculé avec des Photobactéries sélectionnées, un peu avant la solidification. On obtient ainsi une lumière fixe, douce, sans chaleur et très économique, car un ballon préparé de cette façon peut servir de veilleuse pendant un mois, si l'opération a été bien conduite (fig. 112). R. Dubois a même construit sur ce principe une lampe, à laquelle il a donné le nom de « lampe vivante ». Elle se compose d'un vase de verre à fond plat, dont la partie supérieure bouchée est recouverte de papier d'étain servant de réflecteur. L'aération est assurée par deux tubulures : une latérale et une supérieure, portant des bouchons de coton pour la filtration de l'air. On peut remplacer ces derniers par des tubes recourbés vers le bas pour éviter la pénétration des germes extérieurs (fig. 113). Cette lampe permet de lire facilement les caractères d'imprimerie, quand l'œil a été préalablement reposé de la lumière du jour. A l'Exposition universelle de Paris, en 1900, R. Dubois a pu éclairer une vaste salle du Palais de l'Optique au moyen de grands récipients de verre préparés de cette façon. La lumière était aussi vive que celle du plus beau clair de lune. Ce mode d'éclairage, qui sera peut-être perfectionné un jour, pourrait être utilisé dès à présent dans les poudrières, les soutes à poudre, dans les mines où l'on craint le grisou, etc. En effet, avec cette lumière *froide*, toute cause d'explosion peut être évitée. Les essais de R. Dubois ont été répétés avec succès par Molisch.



Fig. 112. — Photographie du buste de Claude Bernard obtenu à l'aide de ballons renfermant des cultures de Photobactéries.

En résumé, dans le règne végétal, la biophotogénèse n'a été observée avec certitude que chez des organismes achlorophylliens et seulement chez des champignons des deux groupes des hyphomycètes et des photobactériacées. Ces derniers sont très polymorphes et ne brillent que dans des conditions particulières, ce qui prouve que l'exercice de la fonction photogénique n'est pas indispensable au fonctionnement vital de ces organismes. Chez les microbes lumineux, la fonction photogénique, bien qu'étant dans une dépendance assez étroite de celle de la respiration, ne se confond pas avec elle. Elle est vraisemblablement localisée dans les

*vacuoles centrales qui donnent à ces microorganismes une très grande ressemblance avec les vacuolides (bioblastes d'*Altmann*, mitochondries de* Benda*) que* R. Dubois *a découverts le premier dans les organes photogènes des Insectes. Chez ces organismes les substances photogènes se détruisent au fur et à mesure de leur production : la lumière étant continue dans les conditions ordinaires de sa manifestation, les produits photogènes ne peuvent s'accumuler et rester en réserve pendant les périodes de repos qui s'observent chez d'autres organismes lumineux, ce qui s'est opposé jusqu'à présent à leur séparation. Mais tout indique que le photogène est le même que partout ailleurs et qu'il est de nature protéique.*



Fig. 113. — La « lampe vivante » de R. Dubois.

ANIMAUX LUMINEUX

Protozoaires. — Les deux classes de l'embranchement des Protozoaires, les *Rhizopodes* et les *Infusoires*, contiennent des espèces photogéniques.

Dans l'océan Pacifique, les Rhizopodes lumineux abondent : ils appartiennent aux trois genres *Thalassicolla* (Radiolaires isolés), *Collozoum* et *Spherozoum* (Radiolaires en colonies). Ils émettent une lumière verdâtre et intermittente par toute la périphérie. Dans l'océan Atlantique, on trouve *Thalassicolla pelagia* E. Hœck (Giglioli). Parmi les infusoires : *Noctiluca miliaris* Suriray (fig. 114) qui habite l'Atlantique; *N. pacifica* Giglioli, que l'on trouve sur les côtes de l'Australie et de l'Amérique méridionale; N. *omogenca* Giglioli, sur celles de la Chine et de la Malaisie, ont été signalées comme espèces lumineuses, ainsi que *Leptodiscus medusoïdes*. R. Herw, *Pyrocystis noctiluca* Murray, *P. fusiformis* Murray et quelques Péridiniens, dont la fonction photogénique a été contestée.

Molisch dit avoir trouvé en grande abondance dans le golfe de Trieste, *Peridinium divergens* (Ehrenberg) lumineux (5, p. 19); les Péridiniens, d'après Putter, contiendraient de la chlorophylle, ce qui prouverait, d'après lui, qu'il n'y a pas incompatibilité. C'est dans le voisinage des *Péridiniens* que se placent les *Pyrocystes*. Dans l'expédition du Challenger on a signalé *Peridinium noctiluca* et *Peridinium fusiformis* dans les mers tropicales et subtropicales; mais, selon Molisch, la structure de ces organismes et leur position systématique n'étant pas connues, aucune observation de pouvoir photogène ne peut avec certitude être attribuée à ces organismes. D'ailleurs la seule observation microscopique est celle de Blackmann, qui aurait constaté directement la luminosité du *Pyrocytis pseudonolica* W. Thoms, provoquée par excitation.

D'après Forbes, la lumière viendrait du noyau par l'agitation dans l'eau, en donnant une lueur uniforme, comme celle d'une sphère de cristal éclairée par le centre.

Plusieurs espèces de Protozoaires ne brillent que lorsqu'on les excite, ou bien périodiquement.

Paris. — Typ. PHILIPPE RENOUARD, 19, rue des Saints-Pères — 50273.